

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS



TESIS DOCTORAL

**Aportaciones de los yacimientos de Pinilla del Valle
(Comunidad de Madrid, España) al conocimiento de la
biogeografía de los micromamíferos durante el Pleistoceno
Superior en la península ibérica**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Cesar Laplana Conesa

Directores

**Enrique Basquedano Pérez
Paloma Sevilla García
Juan Luis Arsuaga Ferreras**

Madrid, 2018

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE GEOLOGÍA



Aportaciones de los yacimientos de Pinilla del Valle (Comunidad de Madrid, España) al conocimiento de la biogeografía de los micromamíferos durante el Pleistoceno Superior en la península ibérica

Tesis doctoral

Programa de Doctorado Geología e
Ingeniería Geológica por la UCM

CÉSAR LAPLANA CONESA

Directores:

Dr. Enrique Baquedano Pérez
Museo Arqueológico Regional
Comunidad de Madrid

Dra. M^a Paloma Sevilla García
Departamento de Paleontología
Facultad de Geología
Universidad Complutense de Madrid

Prof. Juan Luis Arsuaga Ferreras
Departamento de Paleontología
Facultad de Geología
Universidad Complutense de Madrid

Tesis doctoral presentada por César Laplana Conesa, dirigida por el Prof. Juan Luis Arsuaga Ferreras, catedrático de la Universidad Complutense de Madrid, por la Dra. Paloma Sevilla García, profesora titular de la Universidad Complutense de Madrid, y por el Dr. Enrique Baquedano Pérez, director del Museo Arqueológico Regional.

Madrid, abril de 2017

El doctorando

César Laplana Conesa

Los directores de Tesis:

Fdo:

Juan Luis Arsuaga Ferreras

Fdo:

Paloma Sevilla García

Fdo:

Enrique Baquedano Pérez

Agradecimientos

En primer lugar, mis agradecimientos van dirigidos a los actuales directores de esta Tesis, el prof. Juan Luis Arsuaga, la Dra. Paloma Sevilla y el Dr. Enrique Baquedano, y a la prof. Nieves López Martínez, con la que inicialmente comencé este proyecto, y cuyo prematuro fallecimiento ha impedido que vea su final. A todos ellos, gracias por su constante apoyo durante la elaboración de este trabajo.

A los miembros del tribunal, por haber aceptado formar parte del mismo.

A los anónimos evaluadores externos, ya que sus comentarios han contribuido a corregir algunos pequeños errores del manuscrito original y a mejorar su calidad.

Esta Tesis es fruto del proyecto de investigación que desde hace 16 años se viene desarrollando en torno a los yacimientos arqueopaleontológicos de Pinilla del Valle. El trabajo continuado sobre estos yacimientos no habría sido posible sin la labor de los actuales codirectores de este proyecto, Juan Luis Arsuaga, Enrique Baquedano y Alfredo Pérez-González, y de José María Bermúdez de Castro, que participó en la codirección del proyecto durante los primeros años de su andadura. A todos ellos, muchas gracias por su confianza al encomendarme la recuperación y estudio de los micromamíferos de estos espectaculares yacimientos, tarea que a lo largo de estos años he compartido con gusto con Paloma Sevilla.

El estudio de los materiales que sirven de base a esta Tesis y la redacción de los artículos y del resto de los apartados que forman parte de este trabajo ha sido realizado en el Museo Arqueológico Regional, donde desempeño mi trabajo. Agradezco a su director, Enrique Baquedano, el haberme facilitado compaginar esta labor de investigación con el resto de las tareas correspondientes a mi puesto de trabajo en este Museo. Su constante apoyo y sus consejos han sido decisivos para que este proyecto vea su final. Quiero agradecer también al resto de compañeros del Museo, y en especial a los que cada día comparten conmigo el Área de Investigación, su buena disposición, camaradería y ayuda siempre que ha sido necesaria.

Numerosas personas han contribuido a mi formación como paleontólogo especializado en el estudio de los micromamíferos. Gloria Cuenca-Bescós sembró en mí la semilla del interés por este grupo de vertebrados, y con ella aprendí las técnicas básicas tanto de campo como de laboratorio para su estudio. Las excavaciones en los yacimientos de la Sierra de Atapuerca fueron una excelente escuela donde pude tener contacto con diferentes especialistas y jóvenes investigadores en distintas disciplinas, siempre dispuestos a compartir su conocimiento. Mis estancias en la Universidad de Dijon bajo la supervisión de Jean Chaline y Patrick Brunet-Lecomte me ayudaron a profundizar en las técnicas de estudio de los arvicolinos y en el conocimiento de este grupo de roedores. La breve etapa de tutela de esta Tesis por Nieves López Martínez despertó mi interés por los aspectos biogeográficos que han sido desarrollados en este trabajo.

Los intercambios de opiniones con Hugo Blain, Nuria García, Diego Álvarez-Lao, Belén Márquez, Mari Carmen Arriaza, Ricardo Rodríguez Varela, Nieves López Martínez, Nohemí Sala, Enrique Maldonado, Pere Miquel Guillem Calatayud, Joaquín Panera, Rosa Huguet, Sergio Báñez, Theodoros Karampaglidis y los directores de esta Tesis y del proyecto de Pinilla del Valle han contribuido a desarrollar y mejorar algunos apartados de esta Tesis.

La obtención de los materiales que han servido de base para la realización de esta Tesis no habría sido posible sin la colaboración de las numerosas personas que cada año han participado en las excavaciones de los yacimientos de Pinilla del Valle. También ha sido básica en este aspecto la ayuda de los numerosos estudiantes de distintas universidades que, a lo largo de estos años, han participado en las tareas de triado de los materiales procedentes de estos yacimientos. Gracias especiales a las triadoras más veteranas, Mari, Anabel, Crispi y Chusa, por la horas compartidas.

Distintas personas han facilitado el acceso a las colecciones de micromamíferos depositadas en diferentes centros de investigación y museos, y que ha sido necesario consultar para la realización de esta Tesis. Carmen Cacho y Antonio Martos me facilitaron el acceso a las colecciones del yacimiento de Áridos 1 depositadas en el Museo Arqueológico Nacional. Carmen Sesé y Begoña Sánchez me atendieron en varias ocasiones para consultar distintas colecciones depositadas en el Museo Nacional de Ciencias Naturales. Antonio Dávila y Miguel Contreras pusieron a mi disposición los

materiales del yacimiento de Butarque H-02 depositados en el Museo Arqueológico Regional. Nieves López Martínez y Paloma Sevilla me permitieron el acceso a distintos materiales de comparación depositados en las colecciones del Departamento de Paleontología de la UCM. Robert Feranec me proporcionó material osteológico de castor, que me ha resultado útil en la identificación de los restos de este taxón presentes en los yacimientos.

Algunos capítulos de esta Tesis tienen un componente bibliográfico importante, y para desarrollarlos ha sido necesario recopilar una gran cantidad de referencias bibliográficas. Esta labor se ha visto facilitada en gran medida por la eficacia del Servicio de Préstamo Interbibliotecario de la UCM, que ha puesto a mi disposición con rapidez las referencias que he solicitado. Muchas gracias a todo el equipo que forma parte de este servicio por su diligencia y amabilidad. El personal de la Biblioteca del Museo Arqueológico Regional se ha mostrado dispuesto en todo momento a facilitar las consultas que les he realizado, y a adquirir algunas publicaciones necesarias para la elaboración de algunos apartados de esta Tesis.

En las cuestiones técnicas, varias personas han contribuido en determinados aspectos durante la elaboración de esta Tesis. Algunas de las fotografías de los materiales estudiados en esta Tesis han sido realizadas por Mario Torquemada, del Laboratorio de Fotografía del Museo Arqueológico Regional. Las fotografías con microscopio electrónico han sido realizadas en el Servicio de Técnicas no Destructivas del Museo Nacional de Ciencias Naturales, con la ayuda de sus técnicos Laura Tormo, Marta Furió y Alberto Jorge. Marga Lliso ha colaborado en el tratamiento de algunas de las fotografías para preparar las ilustraciones de los artículos. Guillermo Laplana ha participado en la maquetación definitiva de los textos e imágenes de esta Tesis.

Las primeras versiones de los textos de esta Tesis se han visto enriquecidas por las lecturas y correcciones realizadas por Marian Galindo, Belén Márquez, Mari Carmen Arriaza, Alfonso Dávila, Ana Abrunhosa, que han ayudado a eliminar erratas y a revisar los listados de referencias bibliográficas.

A mis padres y hermanos, por su apoyo a lo largo de todos estos años. A Marian, y a la pequeña Marian, por su paciencia al aguantar el tiempo robado, su apoyo y su cariño. A

Ángel Galindo y María Ángeles Pellicena, por su ayuda en las últimas etapas de redacción de esta Tesis.

A todos, gracias por contribuir a que el sueño de un niño se haya hecho realidad.

1. ÍNDICE

1. Índice	1
2. Resumen	5
3. Abstract	11
4. Introducción	17
4.1. Papel de la península ibérica en la dinámica biogeográfica de Europa durante el Pleistoceno	19
4.2. Los yacimientos de Pinilla del Valle y su interés en el estudio de la biogeografía de los micromamíferos ibéricos	21
4.2.1. Cueva del Camino	24
4.2.2. Cueva de la Buena Pinta	27
4.3. Estudios previos sobre la biogeografía de <i>Microtus cabreræ</i> y <i>Microtus oeconomus</i>	29
4.4. Comentarios sobre los artículos contenidos en esta Tesis	32
4.5. Referencias	34
5. Objetivos	45
6. Metodología	49
7. Condicionantes de la diversidad y riqueza específica de las asociaciones de microvertebrados de los yacimientos de Pinilla del Valle	53
7.1. Introducción	55
7.2. Artículo 1: Un assemblage de petits vertébrés hautement diversifié de la fin du MIS5 dans un environnement montagnard au centre de l'Espagne (Cueva del Camino, Pinilla del Valle, Communauté Autonome de Madrid)	57
7.3. Datos sobre la diversidad y riqueza específica procedentes de otros yacimientos de Pinilla del Valle	69
7.4. Conclusiones	70
7.5. Referencias	71
8. Biogeografía de <i>Microtus cabreræ</i>	73
8.1. Introducción	75
8.2. Artículo 2: Documenting the biogeographic history of <i>Microtus cabreræ</i> through its fossil record	77
8.3. Discusión de los resultados del artículo de Laplana y Sevilla (2013), y sobre el centro de origen de <i>Microtus cabreræ</i> y el patrón evolutivo del subgénero <i>Iberomys</i> durante el Pleistoceno Medio	93

8.3.1.	Introducción	93
8.3.2.	Centro de origen de la especie <i>M. cabreræ</i>	95
8.3.3.	Patrón y proceso evolutivo de <i>Iberomys</i> durante el Pleistoceno Medio y Superior	97
8.3.4.	Evolución <i>in situ</i> versus reemplazamiento por dispersión para las poblaciones de <i>Iberomys</i> ibéricas	98
8.4.	Implicaciones biocronológicas de la evolución biogeográfica de <i>Microtus cabreræ</i>	99
8.5.	Artículo 3: Biocronología de la Terraza Compleja de Butarque del río Manzanares en el Estanque de Tormentas al sur de Madrid (España)	103
8.6.	Discusión de los resultados del artículo de Laplana <i>et al.</i> (2015), y sobre las implicaciones biocronológicas de la evolución biogeográfica de <i>Microtus cabreræ</i>	121
8.6.1.	Otros casos de aparente discrepancia entre el significado biocronológico atribuido en este trabajo a las especies <i>M. breccensis</i> y <i>M. cabreræ</i> y las edades asignadas a los yacimientos en donde se han identificado	122
8.7.	Conclusiones	124
8.8.	Referencias	126
9.	Los yacimientos de Pinilla del Valle y los registros más meridionales de especies de micromamíferos de climas fríos en la península ibérica	137
9.1.	Introducción	139
9.2.	Artículo 4: How far into Europe Did Pikas (Lagomorpha: Ochotonidae) Go during the Pleistocene? New Evidence from Central Iberia	141
9.3.	Artículo 5: Cold-climate rodent indicators for the Late Pleistocene of Central Iberia: New data from the Buena Pinta Cave (Pinilla del Valle, Madrid Region, Spain)	161
9.4.	Cambios en la distribución geográfica de <i>Microtus oeconomus</i> en la península ibérica desde el final del Pleistoceno Medio hasta el Holoceno	175
9.4.1.	Introducción	175
9.4.2.	Metodología	175
9.4.3.	Resultados	176
9.4.4.	Discusión	180
9.5.	Conclusiones	182
9.6.	Referencias	184
10.	Discusión global	189

10.1.	Distribución geográfica y cronológica de los micromamíferos con preferencias por climas fríos en la península ibérica	191
10.1.1.	Introducción	191
10.1.2.	Registro de micromamíferos de clima frío en la península ibérica	192
10.1.3.	Comparación con el registro de grandes mamíferos de clima frío	196
10.2.	Comportamiento biogeográfico de los Pirineos durante el final del Pleistoceno Medio y el Pleistoceno Superior	197
10.2.1.	Papel de los Pirineos en la evolución del subgénero <i>Iberomys</i> durante el final del Pleistoceno Medio y el Pleistoceno Superior	197
10.2.2.	Papel de los Pirineos en la historia biogeográfica de <i>M. oeconomus</i> y otras especies con preferencias por climas fríos durante el final del Pleistoceno Medio y el Pleistoceno Superior	198
10.2.3.	¿Por qué los Pirineos se hicieron permeables a la dispersión hacia el sur de especies de micromamíferos (y de macromamíferos) al final del Pleistoceno Medio (MIS6) y no antes durante la segunda mitad del Pleistoceno Medio?	200
10.3.	Conclusiones	202
10.4.	Referencias	203
11.	Conclusiones	215
Anexo I.	Descripción del material de <i>Microtus cabreræ</i> Thomas, 1906 procedente de los yacimientos de Pinilla del Valle	225
Anexo II.	Lista de referencias bibliográficas que incluyen registros fósiles de <i>Microtus cabreræ</i>	241
Anexo III.	Lista de registros de <i>Microtus cabreræ</i> durante el Pleistoceno Superior	263
Anexo IV.	Lista de registros de <i>Microtus cabreræ</i> durante el Holoceno	267
Anexo V.	Contexto cronológico de los yacimientos franceses con <i>M. brecciansis</i> o <i>M. cabreræ</i> incluidos en la tabla 8.2.	273
Anexo VI.	Descripción del material de <i>Microtus oeconomus malei</i> Hinton, 1907 procedente de la Cueva del Camino (Pinilla del Valle)	285
Anexo VII.	Lista de referencias bibliográficas que incluyen registros fósiles de <i>Microtus oeconomus</i> en la península ibérica	297
Anexo VIII.	Lista de registros de <i>Microtus oeconomus</i> en la península ibérica	311

2. RESUMEN

2. RESUMEN

2.1. Título: Aportaciones de los yacimientos de Pinilla del Valle (Comunidad de Madrid, España) al conocimiento de la biogeografía de los micromamíferos durante el Pleistoceno Superior en la península ibérica.

2.2. Introducción

Los cambios climáticos que ocurrieron durante el Pleistoceno tuvieron un efecto profundo sobre las faunas y floras. Ante dichos cambios, las especies se vieron forzadas a adaptarse, a modificar sus áreas de distribución, o se extinguieron. En Europa, las penínsulas mediterráneas jugaron un papel destacado dentro de esta dinámica biogeográfica, como refugios desde los que se recolonizó el resto del continente o como focos de endemismo. Existen dos vías principales para documentar estos procesos, bien a partir de los datos genéticos o bien a partir del registro fósil.

En la península ibérica, existen pocos trabajos de índole biogeográfica basados en el registro fósil para el Pleistoceno, y solo algunos de ellos se centran en los micromamíferos. En esta Tesis, se pretende realizar algunas aportaciones a la biogeografía de la península durante el final del Pleistoceno a partir del registro fósil de micromamíferos, especialmente del procedente de los yacimientos de Pinilla del Valle (Madrid). Estos yacimientos son uno de los conjuntos con mayor diversidad y riqueza específica en micromamíferos de toda la península ibérica.

2.3. Síntesis

Los objetivos de esta Tesis son describir y poner en contexto los hallazgos en los yacimientos de Pinilla del Valle de determinadas especies de micromamíferos que aportan información especialmente relevante sobre la biogeografía de dichos taxones, y analizar los cambios de distribución de dos de ellas, *Microtus cabrerae* y *Microtus oeconomus*, en el suroeste de Europa desde finales del Pleistoceno Medio hasta la actualidad. Tras establecer la comparación entre las pautas de cambio en la distribución

de ambas especies, se trataran de identificar eventos mayores en la dinámica biogeográfica de los micromamíferos de la península ibérica en este intervalo temporal.

Los resultados muestran que los registros en los yacimientos de Pinilla del Valle de las especies *M. oeconomus*, *M. gregalis* y *O. cf. pusilla* (Cueva de la Buena Pinta) son o se encuentran entre las citas más meridionales para estos taxones en todo el continente europeo, estableciendo el límite máximo hacia el sur de la extensión de sus áreas de distribución durante su historia evolutiva. En el caso de *M. cabreræ* y *M. oeconomus malei* (Cueva del Camino) se encuentran entre los más antiguos para estos taxones en territorio peninsular, y las dataciones relacionadas con dichos registros pueden ser utilizadas como una estimación *ante quam* para la entrada de dichas especies en la península ibérica.

El análisis de los cambios de distribución geográfica de *M. cabreræ* a lo largo de su historia evolutiva ha permitido reconocer dos etapas en las que experimentó una importante reducción de su área de distribución. La primera se produjo coincidiendo con el Último Máximo Glacial, y está ligada a las condiciones climáticas frías que caracterizan este evento. La segunda probablemente comenzó a mediados del Holoceno y ha crecido en intensidad en los últimos 2000 años, y está vinculada a un cambio climático hacia condiciones más secas que se inició a mediados del Holoceno, y a la modificación del paisaje natural producida por el ser humano al final del Holoceno.

De la recopilación de los registros de *M. cabreræ* publicados y del análisis de los datos biométricos (longitud del m1) asociados, se desprende que esta especie se originó en el sur de Francia durante el último tercio del Pleistoceno Medio por un proceso de cladogénesis por especiación alopátrica. Poco después, en torno al límite Pleistoceno Medio-Superior, *M. cabreræ* penetró en la península ibérica, suceso que viene marcado por un salto biométrico en las poblaciones ibéricas del subgénero *Iberomys* en este intervalo temporal.

El análisis de los registros de *M. oeconomus* publicados en yacimientos del suroeste de Europa desde finales del Pleistoceno Medio hasta la actualidad permite confirmar su presencia en el sur de Francia al menos desde mediados del Pleistoceno Medio (MIS14). La entrada de esta especie a la península se produjo probablemente al final del

Pleistoceno Medio (MIS6), a través de dos pasillos a ambos lados de los Pirineos. *M. oeconomus* permaneció de manera continua en la península hasta el final del Pleistoceno Superior (MIS2), etapa en la que alcanzó su máxima densidad de registros, y el Holoceno, intervalo durante el que la densidad de sus registros decrece hasta la extirpación de la especie del territorio ibérico.

2.4. Conclusiones

A partir de la comparación entre los patrones biogeográficos de *M. cabreræ* y *M. oeconomus* en la península ibérica y el sur de Francia, se demuestra que los Pirineos actuaron como una barrera para la dispersión de las especies de micromamíferos durante gran parte de la segunda mitad del Pleistoceno Medio. Este hecho impidió la entrada a la península de especies procedentes del norte y este del continente eurasiático durante este intervalo temporal que, sin embargo, sí alcanzaron el sur de Francia, y propició el desarrollo de procesos de especiación por aislamiento geográfico en linajes con distribución al norte y sur de los Pirineos.

Al final del Pleistoceno Medio, en el MIS6, se produjo un cambio en el comportamiento biogeográfico de los Pirineos, que pasaron a ser permeables a la dispersión de los micromamíferos, al menos de norte a sur, permitiendo la entrada a la península de *M. oeconomus* y *M. cabreræ*. El cambio de comportamiento de los Pirineos se debió al clima frío que caracterizó este estadio isotópico en Eurasia, sobre todo su parte final, que determinó la bajada del nivel del mar, la emersión de corredores a ambos lados de los Pirineos y la reducción de las masas forestales. Estos efectos pudieron verse incrementados por la mayor extensión de la plataforma de hielo sobre el continente eurasiático durante el MIS6 con respecto a otras etapas frías de la segunda mitad del Pleistoceno Medio, o por el efecto acumulativo de deterioro de los ecosistemas producido por la sucesión de etapas frías en este intervalo temporal.

3. ABSTRACT

3. ABSTRACT

3.1. Title: Contributions of the Pinilla del Valle sites (Community of Madrid, Spain) to the knowledge of the biogeography of small mammals during the Late Pleistocene in the Iberian Peninsula

3.2. Introduction

The climatic changes that occurred during the Pleistocene had a profound effect on the faunas and floras. Faced with these changes, the species were forced to adapt, to modify their distribution areas, or they became extinct. In Europe, the Mediterranean peninsulas played a prominent role in this biogeographic dynamic, as refugia from which the rest of the continent was recolonized, or as foci of endemism. There are two main ways to document these processes, either from the genetic data or from the fossil record.

In the Iberian Peninsula, there are few biogeographical studies based on the fossil record for the Pleistocene, and only some of them focus on micromammals. In this Thesis, we intend to contribute to the study of the biogeography of the peninsula during the end of the Pleistocene from the fossil record of small mammals, and particularly from the fossil record of the Pinilla del Valle sites (Madrid). This set of sites is one of the most diverse and richest in small mammal species of the whole Iberian Peninsula.

3.3. Synthesis

The aims of this Thesis are to describe and put into context the findings of certain species of small mammals in the Pinilla del Valle sites that provide particularly relevant information on the biogeography of these taxa, and to analyze the distribution changes from the late Middle Pleistocene to the present in southwestern Europe of two of them, *Microtus cabreræ* and *Microtus oeconomus*. After establishing the comparison between the patterns of change in the distribution of both species, we will try to identify major events in the biogeographic dynamics of the small mammals of the Iberian Peninsula during this time interval.

The results show that the findings of *M. oeconomus*, *M. gregalis* and *O. cf. pusilla* in the Pinilla del Valle sites (Cueva de la Buena Pinta) are or are among the southernmost records for these taxa throughout the European continent, establishing the most meridional limit of their distribution areas during their evolutionary history. In the case of the findings of *M. cabreræ* and *M. oeconomus malei* (Cueva del Camino), they are among the oldest records for these taxa in the Iberian Peninsula, and the dates related to these records can be used as an estimate *ante quam* for the entry of these species in this territory.

The analysis of the changes of the geographical distribution of *M. cabreræ* throughout its evolutionary history allowed recognizing two distinct retraction events in its geographic range. The first took place during the Last Glacial Maximum, and was linked to the cold climatic conditions that characterize this event. The second retraction event probably started in the middle Holocene, has increased in intensity during the past 2000 years, and was linked to a climate change towards drier conditions that began in the mid-Holocene, and to the human modification of the natural landscape at the end of the Holocene.

From the compiled *M. cabreræ* records and the associated biometric data (length of m1), it appears that this species originated in Southern France during the last third of the Middle Pleistocene by a cladogenesis process by allopatric speciation. Shortly afterwards, around the Middle-Late Pleistocene boundary, *M. cabreræ* penetrated the Iberian Peninsula, an event that is marked by a biometric gap in the Iberian populations of the subgenus *Iberomys* in this time interval.

The analysis of the published records of *M. oeconomus* from South Western European sites from the late Middle Pleistocene to the present date confirms its presence in the south of France at least since the middle part of the Middle Pleistocene (MIS14). The entrance of this species to the Iberian Peninsula probably occurred at the end of the Middle Pleistocene (MIS6), through two corridors on both sides of the Pyrenees. *M. oeconomus* was continuously present in the Iberian Peninsula until the end of the Late Pleistocene, when it reached its maximum records density, and the Holocene, an interval during which the density of its records decreased until the species was definitely extirpated from the Iberian territory.

3.4. Conclusions

From the comparison between the biogeographic patterns of *M. cabreræ* and *M. oeconomus* in the Iberian Peninsula and the South of France, it is demonstrated that the Pyrenees acted as a barrier to the dispersal of small mammal species during much of the second half of the Middle Pleistocene. This fact prevented the entrance into the peninsula of species from the north and east of the Eurasian continent during this time interval that, however, did reach the south of France, and favoured the development of speciation processes by geographic isolation in lineages with distribution to the north and south of the Pyrenees.

At the end of the Middle Pleistocene, in the MIS6, there was a change in the biogeographic behaviour of the Pyrenees, which became permeable to the dispersal of small mammals, at least from north to south, allowing the entrance to the peninsula of *M. oeconomus* and *M. cabreræ*. This change was due to the cold climate that characterized this isotopic stage, especially its final part, which determined the descent of sea level, the emergence of corridors on both sides of the Pyrenees and the reduction of forest masses. These effects could be increased by the greater extent of the ice sheet on the Eurasian continent during the MIS6 with respect to other cold stages of the second half of the Middle Pleistocene, or by the cumulative effect of deterioration of the ecosystems produced by the succession of cold stages in this time interval.

4. INTRODUCCIÓN

4. INTRODUCCIÓN

4.1. Papel de la península ibérica en la dinámica biogeográfica de Europa durante el Pleistoceno

El Pleistoceno Superior es un período caracterizado por constantes y rápidas fluctuaciones de temperatura a escala planetaria (Kindler *et al.*, 2014). Esta dinámica ambiental cambiante tuvo su reflejo en las faunas de mamíferos que poblaban los continentes. Ante la rápida sucesión de episodios fríos y cálidos, las especies de mamíferos se vieron forzadas a adaptarse a las condiciones cambiantes, a modificar sus áreas de distribución, o se extinguieron (Lister, 2004). En el continente eurasiático, su propia configuración geográfica determinó que a lo largo del Pleistoceno Superior existieran regiones situadas hacia el este (Siberia, cinturón al norte del Himalaya) en las que el clima frío continental fue siempre dominante, por lo que las especies de mamíferos que vivieron en ellas a lo largo del Pleistoceno desarrollaron adaptaciones a estas condiciones (Kahlke, 1999; von Koenigswald, 2011). Hacia el suroeste, las penínsulas mediterráneas, con sus climas atemperados por la influencia marina y por su posición en el sur del continente, sirvieron de refugio a las especies con preferencia por climas cálidos. Estos refugios evolucionaron en ocasiones en condiciones de aislamiento respecto al resto del continente, debido a la orientación este-oeste de los sistemas montañosos alpinos situados al norte de dichas penínsulas y a su papel como barrera geográfica y/o ecológica (lo que derivó en el desarrollo de endemismos en estas regiones; Bilton *et al.*, 1998; Baquero y Tellería, 2001; Petit *et al.*, 2003). En los episodios fríos del Pleistoceno Superior, las especies de mamíferos de las regiones frías del este de Eurasia expandieron sus áreas de distribución hacia el oeste y hacia el sur favorecidas por el desarrollo en esas regiones de un bioma de tundra-estepa similar al que existía en sus regiones de origen (West, 2000). Europa central fue un territorio de paso de las sucesivas oleadas de faunas frías procedentes del este coincidiendo con las pulsaciones frías, en las que estas especies se mezclaron con otras menos tolerantes a las condiciones frías y que sobrevivieron en algunos refugios al norte de las penínsulas mediterráneas (Stewart y Lister, 2001; Sommer y Nadachowski, 2006), dando lugar a comunidades sin análogos actuales (von Koenigswald, 1999). En los episodios más cálidos (interestadiales), las especies termófilas se expandieron hacia el norte y hacia el

este desde sus refugios en las penínsulas mediterráneas, o recolonizaron el centro y norte de Europa a partir de los refugios al norte de dichas penínsulas.

En esta dinámica biogeográfica, la península ibérica tiene un papel particular por varios motivos. En primer lugar, su posición en el extremo suroccidental del continente, y su aislamiento del norte de África por el océano Atlántico y el mar Mediterráneo, determinaron que la península ibérica actuara como un “*cul de sac*”, un territorio sin salida que recibía las oleadas migratorias procedentes del este y del norte de Europa (O'Regan, 2008). En segundo lugar, la situación de la cadena montañosa de los Pirineos en el contacto de la península con el resto del continente provocó que esta actuara en determinados momentos como barrera biogeográfica tanto para la entrada de especies procedentes del continente como para la salida de las que habitaban la península (Martínez-Rica y Monserrat-Recoder, 1990). La permeabilidad de esta barrera estuvo condicionada a lo largo del Pleistoceno Superior por las variaciones de las condiciones climáticas globales, que a su vez condicionaron otros factores, como las subidas y bajadas del nivel del mar, importantes para la apertura o cierre de pasillos migratorios a ambos lados de los Pirineos (Crusafont, 1961; Álvarez-Lao y García, 2011). En tercer lugar, la existencia de varios sistemas montañosos con distintas orientaciones a lo largo del territorio peninsular, que alternan con territorios llanos (mesetas y valles) es generadora de una gran variedad fisiográfica y paisajística en su interior, lo que favoreció el desarrollo de subrefugios localizados dentro del gran refugio glacial que fue la península (Gómez y Lunt, 2007; Centeno-Cuadros *et al.*, 2009; Ferrero *et al.*, 2011).

La distribución de los micromamíferos (insectívoros, quirópteros, roedores y lagomorfos) en la península ibérica a lo largo del Pleistoceno Superior fue el resultado de esta compleja dinámica biogeográfica. A partir del registro paleontológico se sabe (Aguirre, 1989; Sesé y Sevilla, 1996; Arribas, 2004; López García, 2011) que algunas especies de micromamíferos procedentes del Pleistoceno Medio mantuvieron su presencia en la península a lo largo del Pleistoceno Superior; otras especies sin registro previo realizaron sus primeras apariciones en la península, procedentes en su mayoría de latitudes más septentrionales; otras se extinguieron; y muchas de ellas cambiaron su área de distribución dentro de la península a lo largo de este intervalo temporal. Gracias al significativo incremento del conocimiento de los micromamíferos ibéricos del Pleistoceno Superior producido en los últimos años (ocasionado por la realización de

numerosas excavaciones de yacimientos arqueológicos dentro de proyectos de investigación o motivados por las obras públicas, y por la aplicación generalizada de los protocolos de recuperación de microvertebrados en dichos proyectos) se están pudiendo precisar los patrones de cambio biogeográfico de muchas especies de micromamíferos, aunque todavía existen lagunas de conocimiento en determinadas regiones de la península (sobre todo, en su mitad occidental) y en determinados períodos (sobre todo, al comienzo del Pleistoceno Superior). En las últimas décadas, los avances en biología molecular y el desarrollo de los estudios filogeográficos han abierto una nueva ventana al conocimiento sobre la biogeografía de los micromamíferos (y, en general, de todos los organismos) del pasado reciente de manera que, partiendo de los datos genéticos de poblaciones actuales, es posible establecer cuáles fueron los patrones y procesos biogeográficos que afectaron a los linajes genéticos presentes en ellas (Avise, 2000). Ejemplos de su aplicación a especies de micromamíferos cuya distribución incluye la península ibérica son los trabajos de Jaarola y Searle (2004), Cosson *et al.* (2005), Michaux *et al.* (2005), Deffontaine *et al.* (2009), Centeno-Cuadros *et al.* (2009), Pauperio *et al.* (2012), Feuda *et al.* (2015), Barbosa *et al.* (2017), entre otros. También el mejoramiento de las técnicas de recuperación de material genético de muestras fósiles está contribuyendo a ampliar el conocimiento biogeográfico de los micromamíferos europeos e ibéricos (ver por ejemplo Palkopoulou *et al.*, 2016), aunque su aplicación a materiales ibéricos es todavía incipiente (Rodríguez-Varela, 2015).

4.2. Los yacimientos de Pinilla del Valle y su interés en el estudio de la biogeografía de los micromamíferos ibéricos

Una de las regiones de las que hasta hace poco tiempo se disponía de pocos datos sobre sus faunas de micromamíferos del Pleistoceno Superior es el centro peninsular y, más concretamente, el Sistema Central (una síntesis reciente sobre el registro de micromamíferos de esta región se encuentra en López García, 2011). Hasta 2002 el número de yacimientos con restos de micromamíferos en esta región era muy limitado, aunque desde esa fecha en adelante la cantidad de yacimientos se ha incrementado considerablemente (Sesé, 2007, 2013; Sevilla *et al.*, 2009; Sala *et al.*, 2011; Laplana *et al.*, 2015a, 2016). Una parte importante de estos yacimientos se concentran en el Calvero de la Higuera cerca de Pinilla del Valle (Comunidad de Madrid).

El Calvero de la Higuera es un pequeño promontorio situado a orillas del embalse de Lozoya en el término municipal de Pinilla del Valle, a unos 60 km en línea recta al norte de la ciudad de Madrid. Se encuentra en el fondo del valle alto del río Lozoya, una depresión de dimensiones reducidas cuyo fondo se sitúa a 1000-1000 m de altura snm, flanqueada por alineaciones montañosas hacia el noroeste y hacia el sureste, de aproximadamente 2000-1800 m de altura respectivamente. La máxima elevación, el pico de Peñalara, alcanza algo más de 2400 m de altura, y se localiza en la cabecera del valle.



Figura 4.1. Panorámica del pop-down del valle alto del río Lozoya, con las rocas metamórficas paleozoicas en las zonas elevadas (basamento varisco) y los sedimentos cretácicos y terciarios en el fondo del valle. Una falla (línea blanca) de componente principalmente direccional pone en contacto ambas unidades geológicas. Tomado de de Vicente (2009).

El valle alto del río Lozoya es una cuenca tectónica de tipo *pop-down* (Fig. 4.1) que se formó principalmente durante la orogenia alpina, en relación con los sistemas de cabalgamientos del Sistema Central (de Vicente *et al.*, 2011). Las elevaciones están constituidas principalmente por rocas metamórficas de edad paleozoica, mientras que en el fondo del valle afloran sedimentos cretácicos y terciarios. Sobre las rocas carbonatadas del Cretácico Superior que aparecen a ambos lados del río, se desarrollan una serie de pequeñas elevaciones, que geomorfológicamente corresponden a relieves en cuesta diseccionados por la red de drenaje actual, y que en la zona se denominan

calveros. Los materiales carbonatados cretácicos sobre los que se desarrollan los calveros están extensamente carstificados, como lo demuestra la presencia de lapiazes, dolinas, abrigos y cavidades. Una de estas pequeñas lomas en la margen derecha del río es el Calvero de la Higuera.

Los primeros hallazgos paleontológicos en el Calvero de la Higuera fueron realizados en 1979, año en que se descubrió la Cueva del Camino, antes llamada yacimiento de Pinilla del Valle. Poco después, un equipo de paleontólogos de la UCM dirigidos por Francisco Alférez comenzó a excavar el yacimiento (Alférez *et al.*, 1982). Las excavaciones se prolongaron durante algo más una década, hasta 1992, y fruto de aquellos trabajos se recuperó una de las colecciones de vertebrados más amplias del pleistoceno ibérico (Alférez *et al.*, 1983, 1985; Alférez, 1985; Alférez e Iñigo, 1990; Maldonado, 1991; Alférez y Roldán, 1992; Buitrago, 1992; Alférez y Buitrago, 1994). Una parte de estos materiales estaba constituida por restos de microvertebrados, que fueron descritos en parte (los roedores) por Toni y Molero (1990).

Tras un período de 10 años, los trabajos de excavación en el Calvero de la Higuera se reanudaron en 2002, esta vez por un equipo coordinado desde el Museo Arqueológico Regional de la Comunidad de Madrid, y que en la actualidad está codirigido por Juan Luis Arsuaga, Enrique Baquedano y Alfredo Pérez-González. Inicialmente se centraron en el yacimiento ya conocido de la Cueva del Camino, pero inmediatamente las labores de prospección en el mismo calvero permitieron descubrir nuevos yacimientos: el Abrigo de Navalmaíllo en 2002, la Cueva de la Buena Pinta en 2003, el Abrigo del Ocelado en 2006, la Cueva Des-Cubierta en 2009, y los yacimientos de Toconal y Carrión en 2011 (estos dos últimos, en otro calvero distinto) (Arsuaga *et al.*, 2010, 2011, 2012; Baquedano *et al.*, 2010, 2011-2012, 2014; Pérez-González *et al.*, 2010).

Las actuaciones en esta segunda etapa de trabajo, que se continúa en la actualidad, se han centrado sobre todo en los yacimientos de la Cueva del Camino, el Abrigo de Navalmaíllo, la Cueva de la Buena Pinta y la Cueva Des-Cubierta. Las excavaciones continuadas a lo largo de 14 años en estos yacimientos han permitido obtener un rico registro arqueológico y paleontológico. Uno de los aspectos destacables es la presencia en tres de estos yacimientos de restos de neandertal (Alférez, 1985; Arsuaga *et al.*, 2012; Rodríguez *et al.*, 2016). La aplicación a lo largo de estos años de las

metodologías adecuadas para la recuperación de los restos de microvertebrados ha dado como resultado una de las colecciones más amplias de micromamíferos de toda la península, de un período que comprende, con interrupciones, desde finales del Pleistoceno Medio hasta el inicio del último tercio del Pleistoceno Superior. El contenido en micromamíferos de estos yacimientos es inusualmente rico en especies, de manera que en ellos se encuentran registradas la gran mayoría de especies que habitaron la península durante el Pleistoceno Superior. Algunos de estos registros son especialmente significativos desde el punto de vista biogeográfico porque, o bien representan la máxima extensión hacia el suroeste de ciertas especies en el continente europeo, o las primeras presencias de ciertas otras en la península ibérica, o por otras razones. Por este motivo, el tema de esta Tesis se ha orientado hacia el significado biogeográfico de algunas especies de micromamíferos (roedores y lagomorfos) presentes en los yacimientos del Calvero de la Higuera. Como se ha comentado más arriba, el registro de microvertebrados de estos yacimientos es vasto y dará pie a la realización de muchos otros estudios desde distintos puntos de vista (taxonomía, biocronología, tafonomía, reconstrucción ambiental,...).

Los materiales descritos en esta Tesis proceden de dos de estos yacimientos, la Cueva del Camino y la Cueva de la Buena Pinta, por lo que a continuación se presenta una breve síntesis de la información publicada sobre estos yacimientos.

4.2.1. Cueva del Camino

Geología, estratigrafía y dataciones

La información sobre este yacimiento procede de Pérez-González *et al.* (2010), Arsuaga *et al.* (2012), Álvarez-Lao *et al.* (2013) y Blain *et al.* (2014). Se trata de una antigua cavidad prácticamente colmatada por sedimentos y hoy en día en gran parte desmantelada por la acción erosiva fluvial y por la construcción del camino que discurre a su lado y que dio pie a su descubrimiento en 1979. El yacimiento se encuentra a 1093 m snm. En la primera etapa de excavación del yacimiento en los años 80, gran parte de la serie estratigráfica estaba protegida por unos desplomes de bloques de caliza y dolomía procedentes del techo de la antigua cavidad (Alfárez *et al.*, 1982). En aquella etapa, se procedió a la retirada de dichos bloques y a la excavación de los niveles

infrayacentes, que son los que se ha continuado excavando en la segunda etapa. Al parecer, existían niveles fértiles también por encima de dichos bloques (E. Maldonado y G. Molero, com. pers.).

Unidad	Cuadro	Nivel	Técnica/Laboratorio	Dataciones
Unidad inferior				
	B5	Nivel 3 (s. norte)	TL (UAM)	140,4 ± 11,3 ka
Unidad intermedia				
	-	Espeleotema	TL (UAM)	110,1 ± 12,0 ka
	-	Espeleotema	TL (UAM)	116,3 ± 9,8 ka
	-	Espeleotema	TL (UAM)	128,0 ± 12,8 ka
Unidad superior				
	A6	Nivel 5 (s. norte)	TL (UAM)	91,0 ± 7,9 ka
	Y8	Nivel 5 (s. norte)	TL (UAM)	91,7 ± 8,2 ka
	F3	Sector central	ESR (MNHN)	83,0 + 11,0 - 10,0 ka
	G3	Sector sur	ESR (MNHN)	76,0 + 7,0 - 6,0 ka
	J3	Sector sur	TL (UAM)	74,6 ± 6,4 ka

Tabla 4.1. Síntesis de las dataciones en la Cueva del Camino. Abreviaturas: TL = termoluminiscencia; ESR = resonancia electrónica de espín; UAM = Universidad Autónoma de Madrid; MNHN = Museo Nacional de Historia Natural, París; ka = miles de años.

Su estratigrafía consta de una unidad inferior (niveles 3 y 4) de carácter alóctono, formada por arcillas, arenas y gravas de cantos gneísicos, que corresponden a sedimentos fluviales. Las dataciones realizadas por termoluminiscencia sobre granos de cuarzo sitúan esta unidad a finales del Pleistoceno Medio o en la base del Pleistoceno Superior (Tabla 4.1). A continuación se reconoce otra unidad intermedia formada por espeleotemas y arenas cementadas por carbonatos con clastos de dolomías, que fue extensamente erosionada antes del depósito de la siguiente unidad, por lo que apenas se conservan retazos de la misma. Las dataciones realizadas por termoluminiscencia sobre carbonatos arrojan edades correspondientes al inicio del Pleistoceno Superior, en el Eemiense (MIS5e) (Tabla 4.1). Por encima, y en contacto claramente erosivo, se desarrolla una serie que en el sector norte del yacimiento se ha dividido en 5 niveles, numerados del 5 al 9. Se trata en general de sedimentos arcillosos-limosos-arenosos con clastos de dolomías, con dataciones próximas al fin del MIS5 (MIS5b). Hacia el centro y el sur del yacimiento esta unidad aflora con sedimentos de características similares, rellenando huecos entre diaclasas abiertas, aunque ligeramente más modernos. Una

datación en el sector sur ha dado fechas por termoluminiscencia sobre granos de cuarzo de finales del MIS5 o del tránsito MIS5-MIS4, mientras que otra en el sector central por resonancia electrónica de espín ha dado fechas ligeramente más antiguas (Tabla 4.1).

Registro paleontológico

La Cueva del Camino es uno de los yacimientos con mayor riqueza específica del Pleistoceno Superior ibérico. Arsuaga *et al.* (2010, 2012) señalan la presencia de al menos 70 especies de vertebrados terrestres, sin contar las aves, de las que Bochenski (2007) identifica 20 especies en el yacimiento, ni los peces, en proceso de estudio. Entre los grandes mamíferos, las especies más abundantes son *Dama dama* (la muestra más abundante del Pleistoceno ibérico; Álvarez-Lao *et al.*, 2013), *Cervus elaphus*, *Crocuta crocuta* y *Ursus arctos*. La abundancia de restos de hienas (principalmente individuos juveniles) y los patrones de digestión y fracturación de los restos óseos de los grandes mamíferos indican que la cueva fue utilizada como cubil por las hienas manchadas (Arsuaga *et al.*, 2012). Los microvertebrados están representados por al menos 51 especies (Laplana *et al.*, 2013), y destacan por su abundancia *Bufo calamita* y *Alytes obstetricans* entre los anfibios, *Testudo hermanni* y *Timon lepidus* entre los reptiles y *Microtus* gr. *lusitanicus-duodecimcostatus* y *Apodemus sylvaticus* entre los micromamíferos.

Interpretación ambiental

Los datos polínicos (Arsuaga *et al.*, 2010) indican que a lo largo de la secuencia analizada, localizada en el sector norte del yacimiento (niveles 3 a 9), las muestras son características de un clima mediterráneo continental con fluctuaciones en los valores de temperatura y en la tasa de humedad. Solo al final de la secuencia (niveles 8 y 9) las condiciones que se infieren serían de un clima frío y seco. Se aprecia una tendencia generalizada de muro a techo hacia la pérdida de la cobertura forestal.

Las interpretaciones paleoclimática y paleoambiental del registro de herpetofauna (Blain *et al.*, 2013) son aproximadamente coincidentes con las obtenidas del estudio palinológico. El clima inferido para el sector norte es en general cálido y seco, con algunas fluctuaciones. Para el sector central del yacimiento, las condiciones son

similares, mientras que a techo de la secuencia analizada en el sector sur, se detectan las condiciones más frías de todo el yacimiento. Teniendo en cuenta las dataciones disponibles, este enfriamiento se interpreta como coincidente con el tránsito MIS5-4. El paisaje a lo largo de toda la secuencia estaría dominado por praderas secas, aunque siempre con presencia de áreas forestadas. Solo al final de la secuencia, las condiciones cambian hacia el predominio de praderas húmedas.

Los micromamíferos estudiados en esta Tesis proceden de la unidad superior, en concreto, de los niveles 5 a 9 del sector norte.

4.2.2. Cueva de la Buena Pinta

Geología, estratigrafía y dataciones

La información sobre este yacimiento procede de Pérez-González *et al.* (2010), Laplana *et al.* (2015a, 2016) y de datos inéditos procedentes de las últimas campañas de excavación. Al igual que en el caso de la Cueva del Camino, se trata de una antigua cavidad completamente colmatada por sedimentos y parcialmente desmantelada por la erosión. El yacimiento se encuentra a 1105 m snm. Consta de una zona exterior, que carece de techo y paredes, y una zona interna formada por una galería de al menos 10 m de profundidad, y que se prolonga hacia el interior del calvero. La zona exterior está compartimentada por una serie de bloques y pilares compuestos por las rocas carbonatadas cretácicas encajantes y por brechas erosionadas correspondientes a fases iniciales del relleno de la cavidad. Estas brechas, junto a algunos sedimentos limosos asociados, constituyen el relleno de la cueva más antiguo conocido hasta ahora. Su contenido en micromamíferos, con *Microtus brecciensis* y *Microtus vaufreyi*, indica que dichos sedimentos se formaron durante el Pleistoceno Medio. Estos sedimentos se encuentran sellados por un espeleotema con desarrollo en su superficie de estalagmitas, que ha sido datado en 146 ka (Tabla 4.2). Por encima, se reconocen algunos testigos de una unidad extensamente erosionada, constituida en su base por una arenisca cementada con abundantes cantos blandos de arcilla y hacia techo por una brecha ósea con abundantes restos de grandes mamíferos. La fase erosiva que provocó la eliminación de gran parte de esta unidad afectó también a los sedimentos infrayacentes (espeleotema, brecha y sedimentos limosos del Pleistoceno Medio). Sellando esta superficie erosiva,

se reconoce una sucesión de niveles de arcillas arenosas, numerados de base a techo del 5 al 2. Distintas dataciones por termoluminiscencia realizadas sobre estos sedimentos los sitúan a mediados del Pleistoceno Superior (Tabla 4.2). Este conjunto de niveles es muy rico en restos de vertebrados, de tamaño grande y pequeño. Por encima, se encuentra un paquete de sedimentos poco consolidados sin una clara diferenciación interna (nivel 1), con dataciones dentro de la segunda mitad del Holoceno (Tabla 4.2).

Cuadro	Nivel	Técnica/Laboratorio	Dataciones
-	Espeleotema	TL (UAM)	145,7 ± 11,2 ka
-	5	TL (UAM)	60,5 ± 5,0 ka
-	5	TL (UAM)	61,6 ± 5,1 ka
-	3	TL (UAM)	63,4 ± 5,5 ka
L49	2	TL (UAM)	61,5 ± 5,3 ka
-	1	C14 (Beta Analytics)	4940 ± 40 BP
-	1	C14 (Beta Analytics)	1920 ± 40 BP

Tabla 4.2. Síntesis de las dataciones en la Cueva de la Buena Pinta. Abreviaturas: TL = termoluminiscencia; UAM = Universidad Autónoma de Madrid; ka = miles de años.

Registro paleontológico

Los datos publicados sobre los macromamíferos de este yacimiento son escasos y todavía preliminares. Huguet *et al.* (2010) identifican en el nivel 3 la presencia de *Dama dama*, *Cervus elaphus*, *Bos primigenius*, *Capra pyrenaica*, *Rupicapra rupicapra*, *Equus caballus*, *Stephanorhinus hemitoechus*, *Crocota crocuta*, *Felis silvestris*, *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Ursus* sp. y *Panthera* sp. Estos autores indican que la actividad de los carnívoros en el conjunto recuperado es muy intensa, y propia de hiénidos. Esta interpretación se ve apoyada además por la presencia de numerosos coprolitos de hiena en los niveles 2 a 5 del yacimiento. Con respecto a los microvertebrados, hasta ahora solo se ha publicado una lista de los roedores procedentes de los niveles 2 a 5 (Laplana *et al.*, 2016; capítulo 9). Destaca la riqueza específica del conjunto, con 19 especies identificadas.

Interpretación ambiental

Los datos polínicos procedentes de los niveles 2 a 5 (Ruiz Zapata *et al.*, 2008) indican que el paisaje vegetal dominante era herbáceo, e indicativo de unas condiciones frías y secas. Las asociaciones de roedores están dominadas por los topillos del género *Microtus* (Laplana *et al.*, 2016; capítulo 9), que son típicos habitantes de las praderas, lo que concuerda con la interpretación procedente del polen. La presencia de especies como *Microtus oeconomus*, *Microtus gregalis*, *Ochotona* cf. *pusilla* o *Chionomys nivalis* son indicativas de un clima más frío que el actual, ya que estas especies viven en la actualidad más al norte y al este, en regiones de clima frío, o a mayor altitud, como es el caso de *C. nivalis*.

Los micromamíferos estudiados en esta Tesis proceden de los niveles 2 a 5.

4.3. Estudios previos sobre la biogeografía de *Microtus cabreræ* y *Microtus oeconomus*

Con el objetivo de poder desarrollar determinados aspectos generales sobre la biogeografía de los micromamíferos en la península ibérica desde finales del Pleistoceno Medio hasta la actualidad, se han seleccionado dos taxones, *Microtus cabreræ* y *Microtus oeconomus*, por los siguientes motivos:

- Se trata de especies con un registro fósil relativamente abundante.
- Son especies de fácil identificación a partir de su dentición. Otras especies con registro abundante, como las del género *Apodemus* o los representantes del subgénero *Terricola*, presentan a menudo dificultades en su reconocimiento, porque ambos taxones incluyen pares de especies con una morfología de sus molares muy similar, lo que hace que en muchos casos sus identificaciones sean menos precisas o no verificables a partir de los datos usualmente aportados en las publicaciones.
- Las dos especies tienen preferencias climáticas opuestas. *M. cabreræ* es una especie típicamente mediterránea con preferencias por climas cálidos, mientras que *M. oeconomus* es una especie con preferencias por climas fríos.

En relación con *M. oeconomus*, no existe ningún estudio específico sobre la biogeografía de esta especie en la península ibérica, aunque el número de registros de este taxón en yacimientos cuaternarios es relativamente amplio (Anexo VIII). Modelos de distribución de la especie en el Último Máximo Glacial basados en las características climáticas de las regiones en las que se encuentra en la actualidad indican que en este intervalo temporal existieron en algunas regiones de la península las condiciones climáticas adecuadas para la supervivencia de la especie (Fløjgaard *et al.*, 2009).

En el caso de *M. cabreræ*, la biogeografía de esta especie ha atraído la atención de los investigadores desde hace varias décadas. Cabrera-Millet *et al.* (1983) documentan una retracción del área de distribución de la especie que comienza a partir de la Edad del Bronce, y que estos autores atribuyen al efecto combinado de una aridificación del clima y a modificaciones antrópicas del medio natural.

López Martínez (2003, 2009) utiliza la evolución biogeográfica de este taxón como ejemplo de modelo asimétrico de expansión de las especies. Este modelo supone que una especie se origina rápidamente dentro de un área de gran extensión, asimilable al rango total de distribución de la especie precursora, mientras que la extinción se produce de forma paulatina, mediante un lento proceso de reducción de su área y desaparición diacrónica de sus poblaciones, hasta llegar a la extinción final.

López-García y Cuenca-Bescós (2012) realizan una recopilación de algunos de los registros fósiles de *M. cabreræ* en la península ibérica y proponen a partir de estos datos que las causas de la retracción reciente de la especie son de tipo antrópico.

Garrido-García y Soriguer-Escofet (2012), a partir de una síntesis actualizada de los registros publicados de *M. cabreræ*, indican que el área de origen de esta especie no estuvo en toda el área de distribución de su especie antecesora, *M. breccensis*, sino en una parte de ella, en concreto en la península ibérica, en contra de la opinión de López Martínez (2003, 2009). Estos autores precisan que la retracción final del área de distribución de *M. cabreræ* se produjo más tarde de lo propuesto por Cabrera-Millet *et al.* (1983), en el período Subatlántico (que abarca desde hace 2,8 ka BP hasta la actualidad), y que las causas de esta reducción son fundamentalmente de carácter antrópico.

Alasaad *et al.* (2013) realizan un estudio genético de ejemplares actuales de *M. cabreræ* y encuentran que las poblaciones actuales del norte y del sur de la península están diferenciadas genéticamente. Identifican dos áreas principales de refugio para esta especie durante el Último Máximo Glacial, una en la Cordillera Ibérica y otra en las Cordilleras Béticas, a partir de las cuales se produjo la recolonización del resto de la península y del sur de Francia durante el Holoceno (Fig. 4.2). La posición basal que ocupan las poblaciones del sur en el estudio filogeográfico realizado por estos autores les conducen a proponer un origen para esta especie en esta parte de la península.

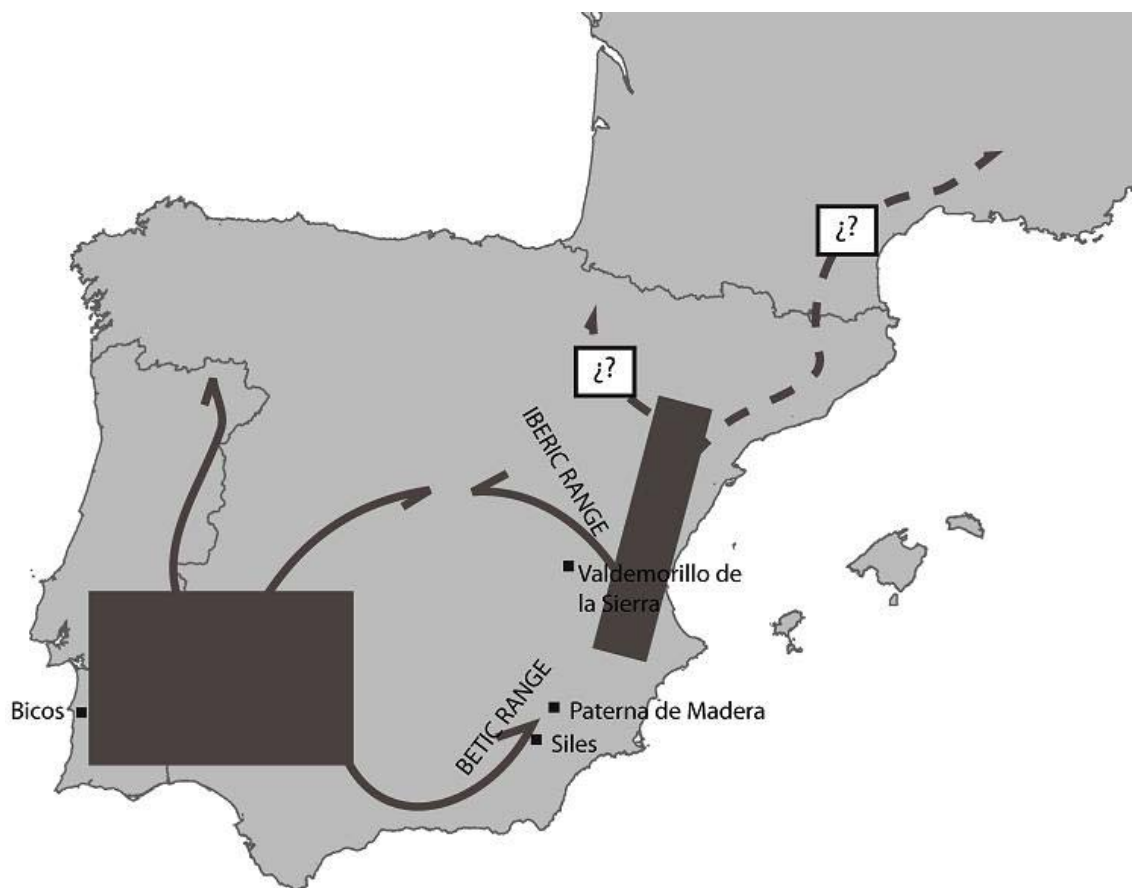


Figura 4.2. Rutas de migración hipotéticas (flechas) de *M. cabreræ* desde sus áreas de refugio durante el Último Máximo Glacial (rectángulos sombreados) de acuerdo con Alasaad *et al.* (2013).

Barbosa *et al.* (2017) analizan desde el punto de vista genético un número mayor de ejemplares que el considerado en el trabajo de Alasaad *et al.* (2013). Encuentran la existencia en la actualidad de dos linajes mitocondriales principales, uno con distribución predominante en el este y otro en el oeste de la península. Para estos

autores el escenario filogeográfico más probable (Fig. 4.3) es el que parte de una única población ubicada en el sur de la península durante el Último Máximo Glacial, a partir de la cual se escinden dos linajes, uno de distribución este y otro, oeste. Posteriormente ya en el Holoceno, se produce una expansión hacia el este del linaje con distribución oeste con introgresión en las poblaciones del este, que conduce a que en estas últimas estén presentes ambos linajes.

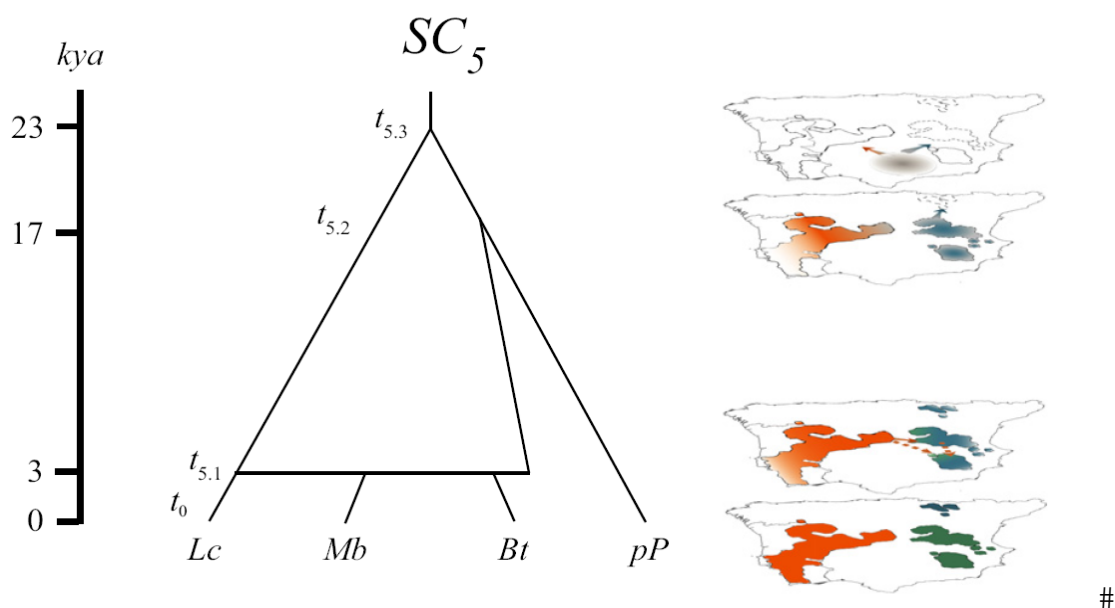


Figura 4.3. Escenario filogeográfico más probable para *M. cabrerai* en los análisis realizados por Barbosa et al. (2017). A la izquierda, representación gráfica del árbol filogenético con escala de tiempo en miles de años para las edades estimadas de cada ramificación. A la derecha, representación esquemática de los procesos de escisión de poblaciones y de las características genéticas esperadas de las poblaciones resultantes (linaje ancestral, en gris; linaje oeste, en naranja; linaje este, en azul; ambos linajes, en verde). Las flechas indican expansión hacia nuevas áreas (Lc: lusocarpetana; Pp: prepirenaica; Mb: montibérica; Bt: bética).

4.4. Comentarios sobre los artículos contenidos en esta Tesis

Esta Tesis se presenta en la modalidad de compendio de artículos. Por ese motivo, incluye cinco artículos ya publicados.

El artículo 1 tiene como título “Un assemblage de petits vertébrés hautement diversifié de la fin du MIS5 dans un environnement montagnard au centre de l'Espagne (Cueva del Camino, Pinilla del Valle, Communauté Autonome de Madrid)” (Laplana *et al.*, 2013). En él se analizan las causas que determinan la alta diversidad y riqueza taxonómica de uno de los yacimientos de Pinilla del Valle, la Cueva del Camino. Los

factores identificados son en muchos casos extrapolables a otros yacimientos de Pinilla del Valle. La riqueza en especies de micromamíferos, que es una característica común de todos los yacimientos de Pinilla del Valle, es el motivo de que en este conjunto de yacimientos encontremos registros de especies poco frecuentes en el Pleistoceno Superior peninsular, y que son especialmente relevantes desde el punto de vista biogeográfico.

El artículo 2 tiene como título “Documenting the biogeographic history of *Microtus cabreræ* through its fossil record” (Laplana y Sevilla, 2013). En este trabajo, se analiza la historia biogeográfica de esta especie de topillo. Sus resultados sirven de base para algunas de las conclusiones generales de esta Tesis.

El artículo 3 tiene como título “Biocronología de la Terraza Compleja de Butarque del río Manzanares en el Estanque de Tormentas al sur de Madrid (España)” (Laplana *et al.*, 2015b). En él, se utilizan algunas de las implicaciones biocronológicas derivadas del análisis de la biogeografía de *Microtus cabreræ* realizado en el artículo anterior para cuestionar la edad propuesta a un yacimiento madrileño descubierto en los últimos años.

El artículo 4 tiene como título “How far into Europe Did Pikas (Lagomorpha: Ochotonidae) Go during the Pleistocene? New Evidence from Central Iberia” (Laplana *et al.*, 2015a). En este trabajo, se presenta y se pone en contexto el primer registro del género *Ochotona* en la península ibérica. En la discusión incluida en el artículo, se hace especial hincapié en explicar los factores biogeográficos que pudieron favorecer la entrada de este taxón en la península ibérica al final del Pleistoceno.

El artículo 5 tiene como título “Cold-climate rodent indicators for the Late Pleistocene of Central Iberia: New data from the Buena Pinta Cave (Pinilla del Valle, Madrid Region, Spain)” (Laplana *et al.*, 2016). En este caso, se describen y se ponen en contexto los hallazgos de tres especies de micromamíferos, *Microtus oeconomus*, *Microtus gregalis* y *Chionomys nivalis* procedentes de la Cueva de la Buena Pinta (Pinilla del Valle), y se subraya el interés biogeográfico de estos registros.

4.5. Referencias

Aguirre, E. (1989). Vertebrados del Pleistoceno continental. ITGE, Mapa del Cuaternario de España E. 1:1.000.000, 47-69.

Alasaad, S., Rozhkov, K. V., Atopkin, D. M., Sánchez, A., Garrido-García, J., Romero, I., Soriguer, R. C. y Chelomina, G. N. (2013). RAPD-PCR molecular analysis of the threatened Cabrera's vole populations in the Iberian Peninsula. *African Journal of Biotechnology*, 12 (26): 4065-4073.

Alfárez, F. (1985). Dos molares humanos procedentes del yacimiento del Pleistoceno Medio de Pinilla del Valle (Madrid). *Trabajos de Antropología*, 19 (4): 303.

Alfárez, F., Molero, G., Maldonado, E., Bustos, V., Brea, P. y Buitrago, A. M. (1982). Descubrimiento del primer yacimiento cuaternario (Riss-Würm) de vertebrados con restos humanos en la provincia de Madrid (Pinilla del Valle). *Coloquios de Paleontología*, 37: 15-32.

Alfárez, F., Molero, G., Maldonado, E., Brea, P., Bustos, V., Buitrago, A. M. y Toni, I. (1983). Paleontología del Cuaternario. Yacimiento cuaternario de Pinilla del Valle. En: Madrid en sus orígenes. Editado por la Comunidad de Madrid. Consejería de Cultura, Deportes y Turismo, 1-11.

Alfárez, F., Molero, G. y Maldonado, E. (1985). Estudio preliminar del úrsido del yacimiento del cuaternario medio de Pinilla del Valle (Madrid). *Coloquios de Paleontología*, 40: 59-67.

Alfárez, F. y Buitrago, A. M. (1994). Los restos de *Sus scrofa* (Artiodactyla, Mammalia) del Pleistoceno Medio de Pinilla del Valle (Madrid). En: Fernández López, S. (coord.), Comunicaciones de las X Jornadas de Paleontología. Madrid, 12-13.

Alfárez, F. e Iñigo, F. (1990). Los restos de *Dicerorhinus hemitoechus* (Perissodactyla, Mammalia) del Pleistoceno Medio de Pinilla del Valle (Madrid). *Actas de Paleontología*, 25-45.

Alfárez, F. y Roldán, B. (1992). Un molar humano anteneandertal con patología traumática procedente del yacimiento cuaternario de Pinilla del Valle (Madrid). *Munibe (Antropología-Arkeología)*, supl. 8: 183-188

Álvarez-Lao, D. y García, N. (2011). Geographical distribution of Pleistocene cold-adapted large mammal faunas in the Iberian Peninsula. *Quaternary International*, 233: 159-170.

Álvarez-Lao, D. J., Arsuaga, J. L., Baquedano, E. y Pérez-González, A. (2013). Last Interglacial (MIS 5) ungulate assemblage from the Central Iberian Peninsula: The Camino Cave (Pinilla del Valle, Madrid, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 374: 327-337.

Arribas, O. (2004). Fauna y paisaje de los Pirineos en la Era Glaciar. Lynx Edicions.

Arsuaga, J. L., Baquedano, E., Pérez-González, A., Sala, M. T. N., García, N., Álvarez-Lao, D., Laplana, C., Huguet, R., Sevilla, P., Maldonado, E., Blain, H.-A., Quam, R., Ruiz Zapata, M. B., Sala, P., Gil García, M. J., Uzquiano, P. y Pantoja, A. (2010). El yacimiento arqueopaleontológico del Pleistoceno Superior de la Cueva del Camino en el Calvero de la Higuera (Pinilla del Valle, Madrid). *Zona Arqueológica*, 13: 421-442.

Arsuaga, J. L., Baquedano, E. y Pérez-González, A. (2011). Neanderthal and carnivore occupations in Pinilla del Valle sites (Community of Madrid, Spain). En: Oosterbeek, L. (ed.), *Proceedings of the XV World Congress of the International Union for Prehistoric and Protohistoric Sciences (Lisbonne, 4-9 september 2006)*. BAR International Series, 2224: 111-119.

Arsuaga, J. L., Baquedano, E., Pérez-González, A., Sala, N., Quam, R. M., Rodríguez, L., García, R., García, N., Álvarez-Lao, D., Laplana, C., Huguet, R., Sevilla, P., Maldonado, E., Blain, H.-A., Ruiz-Zapata, M. B., Sala, P., Gil-García, M. J., Uzquiano, P., Pantoja, A. y Márquez, B. (2012). Understanding the ancient habitats of the last-interglacial (late MIS 5) Neanderthals of central Iberia: Palaeoenvironmental and taphonomic evidence from the Cueva del Camino (Spain) site. *Quaternary International*, 275: 55-75.

Avice, J. C. (2000). *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Baquadano, E., Arsuaga, J. L. y Pérez-González, A. (2010). Homínidos y carnívoros: competencia en un mismo nicho ecológico pleistoceno: los yacimientos del Calvero de la Higuera en Pinilla del Valle. *Actas de las quintas jornadas de Patrimonio Arqueológico en la Comunidad de Madrid*, 61-72.

Baquadano, E., Márquez, B., Pérez-González, A., Mosquera, M., Huguet, R., Espinosa, J. A., Sánchez-Romero, L., Panera, J. y Arsuaga, J. L. (2011-2012). Neanderthales en el Valle del Lozoya: Los yacimientos paleolíticos del Calvero de la Higuera (Pinilla del Valle, Madrid). *Mainake*, 33: 83-100.

Baquadano, E., Márquez, B., Laplana, C., Arsuaga, J. L. y Pérez-González, A. (2014). The archaeological sites at Pinilla del Valle (Madrid, Spain). En: Sala Ramos, R. (ed.), *Pleistocene and Holocene hunter-gatherers in Iberia and the Gibraltar Strait: the current archaeological record*. Universidad de Burgos-Fundación Atapuerca, 577-584.

Baquero, R. A. y Tellería, J. L. (2001). Species richness, rarity and endemism of European mammals: a biogeographical approach. *Biodiversity and Conservation*, 10: 29-44.

Barbosa, S., Paupério, J., Herman, J. S., Ferreira, C. M., Pita, R., Vale-Gonçalves, H. M., Cabral, J. A., Garrido-García, J. A., Soriguer, R. C., Beja, P., Mira, A., Alves, P. C. y Searle, J. B. (2017). Endemic species may have complex histories: within-refugium phylogeography of an endangered Iberian vole. *Molecular Ecology*, 26: 951-967.

Bilton, D. T., Mirol, P. M., Mascheretti, S., Fredga, K., Zima, J. y Searle, J. B. (1998). Mediterranean Europe as an area of endemism for small mammals rather than a source for northwards postglacial colonization. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 265: 1219–1226.

Blain, H.-A., Laplana, C., Sevilla, P., Arsuaga, J. L., Baquedano, E. y Pérez-González, A. (2014). MIS5/4 transition in a mountain environment: Herpetofaunal assemblages from Cueva del Camino, central Spain. *Boreas*, 43: 107–120.

Bochenski, Z. (2007). The Middle Pleistocene avifauna from Pinilla del Valle (Spain). *Geobios*, 40: 31-37.

Buitrago Villaplana, A. M. (1992). Estudio de los Artiodáctilos del yacimiento del Pleistoceno medio de Pinilla del Valle (Madrid). Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid.

Cabrera-Millet, M., López-Martínez, N y Michaux, J. (1983). Un exemple de lignée endémique iberoccitane, les campagnols *Microtus brecciensis* et *Microtus cabrerae* (Mammalia, Rodentia): étude phylogénétique et contexte écologique d'un phénomène évolutif récent. En: Buffetaut, E., Mazin, J.M. y Salomon, E. (eds.), Actes du Symposium paléontologique G. Cuvier, Montbéliard, 525-538.

Centeno-Cuadros, A., Delibes, M. y Godoy, J. A. (2009). Phylogeography of southern water vole (*Arvicola sapidus*): evidence for refugia within the Iberian glacial refugium?. *Molecular Ecology*, 18 (17): 3652-3667.

Cosson, J.-F., Hutterer, R., Libois, R., Sarà, M., Taberlet, P. y Vogel, P. (2005). Phylogeographical footprints of the Straits of Gibraltar and Quaternary climatic fluctuations in the western Mediterranean: a case study with the greater white-toothed shrew, *Crocidura russula* (Mammalia: Soricidae). *Molecular Ecology*, 14: 1151-1162.

Crusafont Pairó, M. (1961). El cuaternario español y su fauna de mamíferos: ensayo de síntesis. *Revista de la Facultad de Ciencias*, II (2): 181-199.

Deffontaine, V., Ledevin, R., Fontaine, M. C., Quéré, J.-P., Renaud, S., Libois, R. y Michaux, J. R. (2009). A relict bank vole lineage highlights the biogeographic history of the Pyrenean region in Europe. *Molecular Ecology*, 18 (11): 2489-502.

De Vicente, G. (2009). Guía ilustrada de los cabalgamientos alpinos en el Sistema Central. Reduca (Geología). Serie Regional, 1 (1): 1-151.

De Vicente, G., Cloetingh, S., Van Wees, J. D. y Cunha, P. P. (2011). Tectonic classification of Cenozoic Iberian foreland basins. Tectonophysics, 502: 38-61.

Ferrero, M. E., Blanco-Aguilar, J. A., Loughheed, S. C., Sánchez-Barbudo, I., de Nova, P. J. G., Villafuerte, R. y Dávila, J. A. (2011). Phylogeography and genetic structure of the red-legged partridge (*Alectoris rufa*): more evidence for refugia within the Iberian refugium. Molecular Ecology, 20: 2628-2642.

Feuda, R., Bannikova, A. A., Zemlemerova, E. D., Di Febbraro, M., Loy, A., Hutterer, R., Aloise, G., Zykov, A., Annesi, F. y Colangelo, P. (2015). Tracing the evolutionary history of the mole, *Talpa europaea*, through mitochondrial DNA phylogeography and species distribution modelling. Biological Journal of the Linnean Society, 114: 495-512.

Fløjgaard, C., Normand, S., Skov, F. y Svenning, J.-C. (2009). Ice age distributions of European small mammals: insights from species distribution modelling. Journal of Biogeography, 36: 1152-1163.

Garrido-García, J. A. y Soriguer-Escofet, R. C. (2012). Cabrera's Vole *Microtus cabreræ* Thomas, 1906 and the subgenus *Iberomys* during the Quaternary: Evolutionary implications and conservation. Geobios, 45: 437-444.

Gómez, A. y Lunt, D. H. (2007). Refugia within refugia: Patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula. En: Weiss, S. y Ferrand, N. (eds.), Phylogeography in southern european refugia: evolutionary perspectives on the origins and conservation of european biodiversity. Kluwer Academic Publishers, 155-188.

Huguet, R., Arsuaga, J. L., Pérez-González, A., Arriaza, M. C., Sala-Burgos, M. T. N., Laplana, C., Sevilla, P., García, N., Álvarez-Lao, D., Blain, H.-A. y Baquedano, E. (2010). Homínidos y hienas en el Calvero de la Higuera (Pinilla del Valle, Madrid) durante el Pleistoceno Superior. Resultados preliminares. Zona Arqueológica, 13: 443-458.

Jaarola, M. y Searle, J. B. (2004). A highly divergent mitochondrial DNA lineage of *Microtus agrestis* in southern Europe. *Heredity*, 92: 228-234.

Kahlke, R.-D. (1999). The History of the Origin, Evolution and Dispersal of the Late Pleistocene *Mammuthus-Coelodonta* Faunal Complex in Eurasia (Large Mammals). Fenske Companies, Rapid City, USA.

Kindler, P., Guillevic, M., Baumgartner, M., Schwander, J., Landais, A., y Leuenberger, M. (2014). Temperature reconstruction from 10 to 120 kyr b2k from the NGRIP ice core. *Climate of the Past*, 10: 887–902.

Laplana, C. y Sevilla, P. (2013). Documenting the biogeographic history of *Microtus cabrerae* through its fossil record. *Mammal Review*, 43: 309-332.

Laplana, C., Blain, H.-A., Sevilla, P., Arsuaga, J. L., Baquedano, E. y Pérez-González, A. (2013). Un assemblage de petits vertébrés hautement diversifié de la fin du MIS5 dans un environnement montagnard au centre de l'Espagne (Cueva del Camino, Pinilla del Valle, Communauté Autonome de Madrid). *Quaternaire*, 24 (2): 207-216.

Laplana, C., Sevilla, P., Arsuaga, J. L., Arriaza, M. C., Baquedano, E., Pérez-González, A. y López-Martínez, N. (2015a). How far into Europe Did Pikas (Lagomorpha: Ochotonidae) Go during the Pleistocene? New Evidence from Central Iberia. *PLoS One*, 10 (11): e0140513.

Laplana, C., Herráez, E., Yravedra Sáinz de los Terreros, J., Bárez, S., Rubio-Jara, S., Panera, J., Rus, I. y Pérez-González, A. (2015b). Biocronología de la Terraza Compleja de Butarque del río Manzanares en el Estanque de Tormentas al sur de Madrid (España). *Estudios Geológicos*, 71 (1): e028.

Laplana, C., Sevilla, P., Blain, H.-A., Arriaza, M. C., Arsuaga, J. L., Pérez-González, A. y Baquedano, E. (2016). Cold-climate rodent indicators for the Late Pleistocene of Central Iberia: New data from the Buena Pinta Cave (Pinilla del Valle, Madrid Region, Spain). *Comptes Rendus Palevol*, 15: 696-706.

Lister, A. M. (2004). The impact of Quaternary Ice Ages on mammalian evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, 359: 221-241.

López-García, J. M. (2011). Los micromamíferos del Pleistoceno Superior de la Península Ibérica. Evolución de la diversidad taxonómica y cambios paleoambientales. Editorial Académica Española.

López-García, J. M. y Cuenca-Bescós, G. (2012). Changes in the geographical distribution of *Microtus (Iberomys) cabreræ* (Thomas, 1906) from the Late Pleistocene to the Holocene. *Spanish Journal of Palaeontology*, 27 (2): 117-124.

López Martínez, N. (2003). La búsqueda del centro de origen en biogeografía histórica. *Graellsia*, 59 (2): 503-522.

López-Martínez, N. (2009). Time assymetry in the palaeobiogeographic history of species. *Bulletin de la Société géologique de France*, 180 (1): 45-55.

Maldonado, E. (1991). El yacimiento cuaternario de Pinilla del Valle (Madrid). *Cuadernos de INICE*, 38: 9-22.

Martínez Rica, J. P., Montserrat Recoder, P. (1990). Biogeographic features of the Pyrenean Range. *Mountain Research and Development*, 10 (3): 235-240.

Michaux, J. R., Libois, R. y Filippucci, M.-G. (2005). So close and so different: comparative phylogeography of two small mammal species, the Yellow-necked fieldmouse (*Apodemus flavicollis*) and the Woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) in the Western Palearctic region. *Heredity*, 94: 52-63.

O'Regan, H. J. (2008). The iberian Peninsula - Corridor or cul-de-sac? Mammalian faunal change and possible routes of dispersal in the last 2 million years. *Quaternary Science Reviews*, 27 (23-24): 2136–2144.

Palkopoulou, E., Baca, M., Abramson, N. I., Sablin, M., Socha, P., Nadachowski, A., Prost, S., Germonpré, M., Kosintsev, P., Smirnov, N. G., Vartanyan, S., Ponomarev, D.,

Nyström, J., Nikolskiy, P., Jass, C. N., Litvinov, Y. N., Kalthoff, D. C., Grigoriev, S., Fadeeva, T., Douka, A., Higham, T. F. G., Ersmark, E., Pitulko, V., Pavlova, E., Stewart, J. R., Weglenski, P., Stankovic, A. y Dalén, A. (2016). Synchronous genetic turnovers across Western Eurasia in Late Pleistocene collared lemmings. *Global Change Biology*, 22 (5): 1710–1721.

Pauperio, J., Herman, J. S., Melo-Ferreira, J., Jaarola, M., Alves, P. C. y Searle, J. B. (2012). Cryptic speciation in the field vole: a multilocus approach confirms three highly divergent lineages in Eurasia. *Molecular Ecology*, 21: 6015-6032.

Pérez-González, A., Karampaglidis, T., Arsuaga, J. L., Baquedano, E., Bárez, S., Gómez, J. J., Panera, J., Márquez, B., Laplana, C., Mosquera, M., Huguet, R., Sala, P., Arriaza, M. C., Benito, A., Aracil, E. y Maldonado, E. (2010). Aproximación geomorfológica a los yacimientos del Pleistoceno Superior del Calvero de la Higuera en el Valle Alto del Lozoya (Sistema Central Español, Madrid). *Zona Arqueológica*, 13: 403-420.

Petit, R. J., Aginagalde, I., de Beaulieu, J.-J., Bittkau, C., Brewer, S., Cheddadi, R., Ennos, R., Fineschi, S., Grivet, D., Lascoux, M., Mohanty, A., Müller-Starck, G., Demesure-Musch, B., Palmé, A., Martín, J. P., Rendell, S. y Vendramin, G. G. (2003). Glacial Refugia: Hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science*, 300: 1563-1565.

Rodríguez Varela, R. (2015). Variaciones en la distribución y la estructura genética de los linceos paleárticos y el topillo de Cabrera desde el Pleistoceno Superior. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid.

Rodríguez, L., Quam, R., García-González, R., Poza-Rey, E. M., Pérez-González, A., Baquedano, E. y Arsuaga, J. L. (2016). Neandertal remains from Pinilla del Valle (Madrid, Spain). Libro de Abstracts. European Society for the study of Human Evolution 6th Annual Meeting. Madrid, Spain, 206.

Ruiz Zapata, B., Gómez González, C., Gil García, M.J., Pérez-González, A., López-Sáez, J. A., Arsuaga, J. L. y Baquedano, E. (2008). Evolución de la vegetación durante

el Pleistoceno Superior y el Holoceno en el valle alto del río Lozoya. Yacimiento arqueopaleontológico de la cueva de la Buena Pinta (Pinilla del Valle, Sistema Central Español). *Geogaceta*, 44: 83-86.

Sala, M. T. N., Arsuaga, J. L., Laplana, C., Ruiz Zapata, B., Gil García, M. J., García, N., Aranburu, A. y Algaba, M. (2011). Un paisaje de la Meseta durante el Pleistoceno Superior. Aspectos paleontológicos de la Cueva de la Zarzamora (Segovia, España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Geol.)*, 105 (1-4): 67-85.

Sesé, C. (2007). Micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera) de la Peña de Estebanvela (Segovia). En: Cacho Quesada, C., Ripoll López, S. y Muñoz Ibáñez, F. J. (coords.), *La Peña de Estebanvela (Estebanvela-Ayllón, Segovia). Grupos Magdalenienses en el Sur del Duero*. *Arqueología en Castilla y León*, 17: 145-166.

Sesé, C. (2013). Nuevos datos sobre los micromamíferos del yacimiento de La Peña de Estebanvela (Segovia). En: Cacho, C. (coord.), *Ocupaciones magdalenienses en el interior de la Península Ibérica. La Peña de Estebanvela (Ayllón, Segovia)*. Junta de Castilla y León – CSIC, 157-182.

Sesé, C. y Sevilla, P. (1996). Los micromamíferos del Cuaternario peninsular español: cronoestratigrafía e implicaciones bioestratigráficas. *Revista Española de Paleontología*, nº extraordinario: 278-287.

Sevilla, P., Laplana, C., Blain, H.-A., Colino, F., Rodríguez, R. y Vega Toscano, G. (2009). Microvertebrados del nuevo yacimiento del Pleistoceno superior tardío del Abrigo del Monte (El Vellón, Madrid). En: Palmqvist, P. y Pérez-Claros, J. A. (coords.), *Comunicaciones de las XXV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*. Universidad de Málaga, 263-267

Sommer, R. S. y Nadachowski, A. (2006). Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mammal Review*, 36 (4): 251-265.

Stewart, J. R. y Lister, A. M. (2001). Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology and Evolution*, 16 (11): 608-613.

Toni, I. y Molero, G. (1990). Los roedores (Rodentia, Mammalia) del yacimiento cuaternario de Pinilla del Valle (Madrid). *Actas de Paleontología*, 359-373.

Von Koenigswald, W. (1999). Migration and extinction in the Quaternary faunas of central and western Europe. *Annales géologiques des pays helléniques*, 1 série, 39a: 327-335.

Von Koenigswald, W. (2011). Discontinuities in the faunal assemblages and early human populations of Central and Western Europe during the Middle and Late Pleistocene. En: Condemi, S. y Weniger, G.-C. (eds.), *Continuity and Discontinuity in the Peopling of Europe: One hundred fifty years of Neanderthal study*, *Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*. Springer, 101-112.

West, R. G. (2000). *Plant life of the Quaternary cold stages*. Cambridge University Press.

5. OBJETIVOS

5. OBJETIVOS

Los objetivos de esta Tesis son de dos tipos. Por un lado, describir y poner en contexto los hallazgos en los yacimientos de Pinilla del Valle de determinadas especies de micromamíferos que por su cronología o ubicación respecto de su área de distribución conocida durante el Pleistoceno Superior, aportan información especialmente relevante sobre la biogeografía de dichos taxones. Es el caso de las especies *Microtus cabreræ*, *M. oeconomus*, *M. gregalis*, *Chionomys nivalis* y *Ochotona* cf. *pusilla*, cuyos registros en los yacimientos de Pinilla del Valle definen las citas más meridionales o más antiguas de estos taxones en la península. Previamente, se analizarán de manera preliminar las razones que determinan su presencia en los yacimientos de Pinilla del Valle, en relación con la elevada riqueza específica de micromamíferos en general de estos yacimientos.

Por otro lado, se han seleccionado dos de las especies anteriores, *M. cabreræ* y *M. oeconomus*, que cuentan con una gran densidad de registros a lo largo del Pleistoceno Superior, para analizar sus cambios de distribución en el suroeste de Europa desde finales del Pleistoceno Medio hasta la actualidad. Estas especies han sido elegidas, además de por su cantidad de registros, por presentar preferencias climáticas opuestas. *M. cabreræ* es una especie termófila típicamente mediterránea, mientras que *M. oeconomus* es una especie con preferencia por climas fríos. Una vez establecidos los cambios en su distribución geográfica, se interpretarán sus causas a la luz de los cambios ambientales ocurridos al final del Cuaternario. Por último, se confrontarán los patrones de cambio observados en ambas especies, con el objetivo de identificar eventos mayores en la dinámica biogeográfica de los micromamíferos de la península ibérica en este intervalo temporal.

6. METODOLOGÍA

6. METODOLOGÍA

La metodología utilizada en cada uno de los artículos que forman parte de esta Tesis se encuentra incluida en dichos artículos, y se remite al lector a los apartados correspondientes dentro de los artículos para su descripción detallada.

La nomenclatura de los elementos morfológicos de los molares de arvicolinos utilizada a lo largo de esta tesis se encuentra en la figura 4 de Laplana *et al.* (2016). El esquema de las medidas tomadas sobre los primeros molares inferiores de arvicolinos, y la manera de calcular los índices biométricos utilizados en la descripción de la morfología de estos elementos, se encuentra en la figura 6 de Laplana *et al.* (2015).

Para el desarrollo del apartado 3 del capítulo 8, sobre el centro de origen de *Microtus cabreræ* y el patrón evolutivo del subgénero *Iberomys* durante el Pleistoceno Medio, la metodología utilizada ha consistido en la comparación de los patrones de cambio de la longitud del primer molar inferior (m1) de las poblaciones de este subgénero a ambos lados de los Pirineos. Para ello, se ha realizado una recopilación, que ha intentado ser exhaustiva, de los datos biométricos publicados de yacimientos ibéricos y del sur de Francia. Solo se han tenido en cuenta aquellas muestras con un número de elementos medidos igual o superior a 5.

Para el desarrollo del apartado 4 del capítulo 9, sobre los cambios en la distribución geográfica de *Microtus oeconomus* en la península ibérica desde el final del Pleistoceno Medio hasta el Holoceno, la metodología seguida es la utilizada en Laplana y Sevilla (2013).

Para el desarrollo del apartado 2 del capítulo 10, sobre el comportamiento biogeográfico de los Pirineos durante el final del Pleistoceno Medio y el Pleistoceno Superior la metodología utilizada ha consistido en comparar el registro de determinadas especies de micromamíferos (*Microtus brecciensis*, *M. cabreræ*, *M. oeconomus* y *Chionomys nivalis* principalmente) a ambos lados de los Pirineos durante este intervalo temporal, para poder establecer los períodos en que la cordillera actuó como una barrera y

aquellos otros en que pasó a tener un comportamiento permeable en la dispersión de dichas especies.

Referencias

Laplana, C. y Sevilla, P. (2013). Documenting the biogeographic history of *Microtus cabreræ* through its fossil record. *Mammal Review*, 43: 309-332.

Laplana, C., Herráez, E., Yravedra Saínz de los Terreros, J., Bárez, S., Rubio-Jara, S., Panera, J., Rus, I. y Pérez-González, A. (2015). Biocronología de la Terraza Compleja de Butarque del río Manzanares en el Estanque de Tormentas al sur de Madrid (España). *Estudios Geológicos*, 71 (1): e028.

Laplana, C., Sevilla, P., Blain, H.-A., Arriaza, M. C., Arsuaga, J. L., Pérez-González, A. y Baquedano, E. (2016). Cold-climate rodent indicators for the Late Pleistocene of Central Iberia: New data from the Buena Pinta Cave (Pinilla del Valle, Madrid Region, Spain). *Comptes Rendus Palevol*, 15: 696-706.

**7. CONDICIONANTES DE LA
DIVERSIDAD Y RIQUEZA
ESPECÍFICA DE LAS
ASOCIACIONES DE
MICROVERTEBRADOS DE LOS
YACIMIENTOS DE PINILLA DEL
VALLE**

7. CONDICIONANTES DE LA DIVERSIDAD Y RIQUEZA ESPECÍFICA DE LAS ASOCIACIONES DE MICROVERTEBRADOS DE LOS YACIMIENTOS DE PINILLA DEL VALLE

7.1. Introducción

Uno de los aspectos destacables de los yacimientos de Pinilla del Valle es la elevada biodiversidad y riqueza específica de las asociaciones de microvertebrados identificadas en ellos. Comparados con otros yacimientos geográficamente próximos y de cronologías similares, como los de las cuencas de los ríos Jarama y Manzanares en el entorno de la ciudad de Madrid (López Martínez, 1980; Sesé *et al.*, 2011a y b; Sesé y López Martínez, 2013; Laplana *et al.*, 2015; entre otros), el número de especies representadas es mucho mayor. En algún caso, los hallazgos en los yacimientos de Pinilla del Valle representan los únicos registros de algunas especies de micromamíferos en todo el territorio peninsular, como es el caso de la pika (Laplana *et al.*, 2015), lo que acentúa el carácter peculiar de los yacimientos de Pinilla del Valle en el contexto de las asociaciones de microvertebrados del Pleistoceno Medio y Superior ibérico.

En el siguiente artículo (Laplana *et al.*, 2013a) se analizan las causas de esta elevada biodiversidad y riqueza específica de uno de los yacimientos de Pinilla del Valle, la Cueva del Camino. En la discusión subsiguiente, se introducen otros datos procedentes de otros yacimientos, como la Cueva de la Buena Pinta (Laplana *et al.*, 2016) o el Sondeo Galería de la Cueva-Descubierta (Laplana *et al.*, 2013b) y se analizan algunos factores no considerados en la valoración de la diversidad de la Cueva del Camino.

7.2. Artículo 1: Laplana, C., Blain, H.-A., Sevilla, P., Arsuaga, J. L., Baquedano, E. y Pérez-González, A. (2013). Un assemblage de petits vertébrés hautement diversifié de la fin du MIS5 dans un environnement montagnard au centre de l'Espagne (Cueva del Camino, Pinilla del Valle, Communauté Autonome de Madrid). *Quaternaire*, 24 (2): 207-216.

UN ASSEMBLAGE DE PETITS VERTÉBRÉS HAUTEMENT DIVERSIFIÉ DE LA FIN DU MIS 5 DANS UN ENVIRONNEMENT MONTAGNARD AU CENTRE DE L'ESPAGNE (CUEVA DEL CAMINO, PINILLA DEL VALLE, COMMUNAUTÉ AUTONOME DE MADRID)



César LAPLANA¹, Hugues-Alexandre BLAIN^{2,3}, Paloma SEVILLA⁴,
Juan Luis ARSUAGA^{4,5}, Enrique BAQUEDANO¹ & Alfredo PÉREZ-GONZÁLEZ⁶

RÉSUMÉ

La Haute Vallée du Lozoya au centre de l'Espagne est actuellement l'un des environnements naturels le plus diversifié en ce qui concerne les petits vertébrés terrestres dans la péninsule Ibérique, avec 13 espèces d'amphibiens, 17 de reptiles et 26 de micromammifères. Les phénomènes de karstification des calcaires créacés qui affleurent de chaque côté de la vallée du Lozoya ont formé des cavités, dont la plupart préservent des sédiments d'âge pléistocène supérieur et holocène contenant d'abondants restes fossiles ainsi que des ossements humains néanderthaliens actuellement en cours d'étude. Le premier de ces sites à avoir été découvert est celui de Cueva del Camino. Cette cavité, aujourd'hui démantelée, a conservé des sédiments du Pléistocène supérieur ancien datés d'entre $91,6 \pm 8,1$ ka et $74,5 \pm 6,3$ ka et a préservé les évidences de son utilisation comme repaire par les hyènes. En plus des fossiles de grands mammifères, probablement introduits dans la cavité par les hyènes, au moins 49 espèces de petits vertébrés (7 amphibiens, 11 reptiles et 31 micromammifères) sont représentées dans cet assemblage, indiquant qu'à cette époque, la Haute Vallée du Lozoya hébergeait déjà une communauté de petits vertébrés hautement diversifiée, aussi riche voire peut-être même plus riche qu'actuellement. Les conditions ayant pu favoriser cette haute richesse spécifique sont analysées.

Mots-clés : petits vertébrés, biodiversité, paléoclimatologie, paléoécologie, Pléistocène supérieur, MIS 5, Espagne

ABSTRACT

A HIGHLY DIVERSIFIED SMALL VERTEBRATE ASSEMBLAGE FROM MIS 5 IN A MOUNTAIN ENVIRONMENT IN CENTRAL SPAIN (CUEVA DEL CAMINO, PINILLA DEL VALLE, AUTONOMOUS REGION OF MADRID)

The High Valley of the Lozoya in Central Spain is presently one of the most diversified environments for small terrestrial vertebrates in the Iberian Peninsula, with 13 species of amphibians, 17 reptiles and 26 small mammals. Karstification of the Cretaceous limestones that crop out on either slopes of the Lozoya Valley has given place to the formation of caves, many of which preserve Upper Pleistocene and Holocene sediments with abundant fossils and human remains, currently under study. The first of these fossil localities to be discovered was the Cueva del Camino, presently a dismantled cave that preserves sediments dated between 91.6 ± 8.1 ka and 74.5 ± 6.3 ka, containing evidence of having been used as a den by hyenas. Besides large mammal fossils, probably introduced in the cave by hyenas, at least 49 species of small vertebrates (7 amphibians, 11 reptiles and 31 small mammals) are represented in this assemblage, indicating that at that time, the Lozoya Valley had a highly diversified community of small vertebrates, equally rich or even richer than today. The conditions favouring this high species richness are analysed.

Keywords: small vertebrates, biodiversity, paleoclimatology, paleoecology, Late Pleistocene, MIS 5, Spain

1 - INTRODUCTION

La connaissance du Stade Isotopique Marin 5 (MIS 5) ou Dernier Interglaciaire *sensu lato* présente un intérêt

certain puisqu'il s'agit de l'analogue le plus récent du climat actuel. Les changements climatiques qui se sont produits lors de cette période et les modifications occasionnées dans la distribution de la flore et de la faune

¹ Museo Arqueológico Regional de Madrid, Plaza de las Bernardas s/n, E-28801, ALCALÁ DE HENARES.

Courriels : cesar.laplana.conesa@madrid.org ; enrique.baquedano@madrid.org

² IPHES, Institut Català de Paleocologia Humana i Evolució Social, C/ Escorxador s/n, E-43003 TARRAGONE. *Courriel :* hablain@iphes.cat

³ Area de Prehistoria, Universitat Rovira i Virgili (URV), Avinguda de Catalunya 35, E-43002 TARRAGONE.

⁴ Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas (UCM) C/ Jose Antonio Novais 2, E-28040 MADRID.

Courriels : psevilla@geo.ucm.es ; jlarsuaga@isciii.es

⁵ Centro Mixto UCM-ISCIII de Evolución y Comportamiento Humanos, C/ Sinesio Delgado, 4, E-28029 MADRID.

⁶ Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana, Paseo de la Sierra de Atapuerca s/n, E-09004 BURGOS.

Courriel : alfredo.perez@cenieh.es

peuvent permettre de prévoir quel sera le comportement des écosystèmes actuels face à un changement climatique similaire. Néanmoins, les données sur cette période sont encore très limitées dans certaines zones géographiques. Dans ce travail, nous présentons les associations de petits vertébrés de Cueva del Camino, un site attribué à la deuxième moitié du MIS 5 et qui se trouve au centre de la péninsule Ibérique (fig. 1). Dans cette aire géographique, les gisements d'âge MIS 5 ayant livré des restes de petits vertébrés sont plutôt rares, comme cela est mis en évidence dans les synthèses régionales de Soto et Sesé (1987), Arribas et Jordá (1999) et Sesé et Soto (2000, 2002a,b), ou dans les synthèses d'Aguirre (1989), Sesé et Sevilla (1996) et López-García (2011) plus étendues d'un point de vue géographique. L'unique exception consiste en la récente description par Sesé *et al.* (2011a,b) dans cette région de deux sites, Hat et Preresa, datés de la fin du MIS 5. Néanmoins, à la différence de

Cueva del Camino, qui se trouve dans un milieu montagnard, ces deux gisements sont situés dans les dépôts de terrasse d'un bassin sédimentaire à plus basse altitude. La situation de Cueva del Camino, dans le cadre d'un système montagneux, confère à ses associations de petits vertébrés des caractéristiques particulières, dont la plus remarquable est sa haute biodiversité.

2 - LE SITE

Cueva del Camino est une ancienne grotte (« cueva ») aujourd'hui en partie démantelée par l'érosion et par les travaux de construction du chemin (« camino ») qui lui donne son nom. Elle se trouve dans la Haute Vallée du Lozoya, unité physiographique bien définie à l'intérieur du Système Central, une cordillère montagneuse située au centre de la péninsule Ibérique. Le gisement

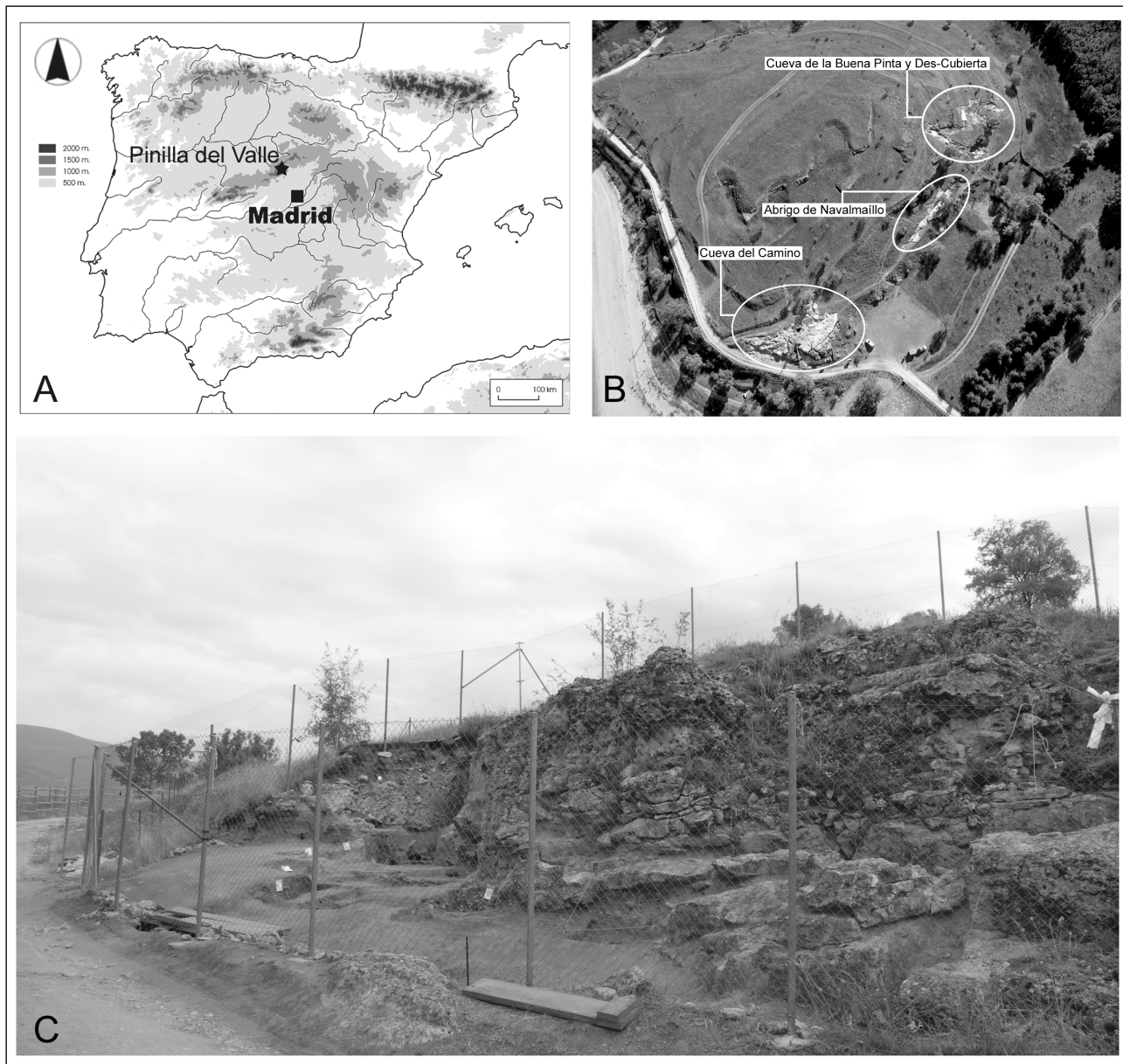


Fig. 1 : Localisation géographique (A), vue aérienne du Calvero de la Higuera (B) et photographie générale (C) de Cueva del Camino (Pinilla-del-Valle, Madrid).

Fig. 1: Geographical location (A), aerial view of the Calvero de la Higuera (B) and general view (C) of Cueva del Camino (Pinilla-del-Valle, Madrid).

se situe à proximité du fond de la vallée, à une altitude de 1 095 m, tandis que les reliefs qui l'entourent atteignent des altitudes avoisinant les 1 800 m au sud-est et les 2 000 m au nord-est, jusqu'à 2 430 m pour les sommets les plus élevés. Dans les montagnes environnantes, sont visibles quelques-uns des témoins de phénomènes glaciaires les plus méridionaux d'Europe (Palacios *et al.*, 2012). La faune et la flore actuelle de la Haute Vallée du Lozoya présentent un grand intérêt biogéographique, avec des espèces de haute montagne, nordiques et des espèces d'affinité eurosibérienne, qui trouvent ici leur limite de distribution méridionale, en même temps que d'autres espèces avec des affinités plus méditerranéennes (Prieto Cana & de Lucio, 1995). Tout cela implique que la diversité de cette région soit particulièrement élevée par rapport à d'autres zones du centre péninsulaire.

Le gisement de Cueva del Camino fait partie de l'ensemble de remplissages karstiques du Calvero de la Higuera (fig. 1). Ces gisements sont situés sur la commune de Pinilla del Valle (Madrid) dans la Haute Vallée du Lozoya. Cueva del Camino fut le premier de ces gisements à être fouillé. Appelée dans un premier temps, comme il apparaît dans les premières publications, «gisement de Pinilla del Valle», il fut découvert en 1979 (Alferez *et al.*, 1982) comme conséquence de la construction d'un chemin sur les bords de la retenue d'eau de la rivière Lozoya. Une équipe de paléontologues de l'Université Complutense de Madrid dirigée par le professeur F. Alferez fouilla ce gisement pendant la décennie des années 1980. C'est durant ces premières campagnes de fouilles que furent notamment découvertes deux molaires humaines assignées alors à des pré-Néanderthaliens (Alferez & Roldán, 1992). Sur la base de ces premières découvertes, la cavité fut alors interprétée comme un lieu d'occupation humaine (Alferez *et al.*, 1982) mais, postérieurement, Díez (1993) réinterpréta le site comme étant un repaire de hyènes. Ce fut plus tard, en 2002, qu'une équipe pluridisciplinaire formée par des paléontologues, des archéologues et des géologues reprit les fouilles à Cueva del Camino, excavant la presque totalité du gisement. Actuellement les recherches sont dirigées par Juan Luis Arsuaga, Enrique Baquedano et Alfredo Pérez-González.

Le remplissage sédimentaire de Cueva del Camino est composé par deux unités principales : la première, à la base de la séquence, est formée par des sédiments fluviaux (argiles, sables et graviers de roches métamorphiques, niveaux 3 et 4); et la seconde, formée par des sédiments au caractère plus autochtone (sables avec galets carbonatés, niveaux 5 à 9 du secteur nord et remplissage des secteurs central et sud). Entre ces deux unités, se trouvent les restes d'une unité intermédiaire très fortement érodée et formée par des spéléothèmes et des brèches osseuses. La configuration de la grotte permet de diviser son remplissage sédimentaire en quatre secteurs appelés nord, centre, sud et diacalse rouge sans continuité évidente due à la présence fréquente de grands blocs de dolomie qui interrompent la stratigraphie (Arsuaga *et al.*, 2012) (fig. 2).

Une série de datations par thermoluminescence sur grains de quartz et sur carbonates indiquent que l'unité inférieure fluviale s'est déposée à la fin du MIS 6, tandis que l'unité détritique supérieure a fourni des dates d'environ 90 ka pour le secteur nord et d'environ 75 ka pour le secteur sud (Arsuaga *et al.*, 2010, 2012; Baquedano *et al.*, 2010; Huguet *et al.*, 2010; Pérez-González *et al.*, 2010) (fig. 2). Bien que les secteurs soient distribués de façon latérale, les dépôts du secteur central chevauchent stratigraphiquement ceux du secteur nord et sont chevauchés par ceux du secteur sud. Par conséquent les dépôts du secteur central possèdent un âge intermédiaire entre 90 et 75 ka.

Dix-huit espèces de grands mammifères ont été identifiées, avec une remarquable diversité de carnivores qui comptent dix espèces (Arsuaga *et al.*, 2010, 2012; Huguet *et al.*, 2010). Ces fossiles sont concentrés dans les secteurs nord et centre, alors qu'ils sont très peu représentés dans le secteur sud. L'association est dominée par le daim, suivi du cerf, du cheval et de la hyène tachetée. Les caractéristiques taphonomiques de cette association montrent que celle-ci provient de l'utilisation de la cavité comme repaire par un groupe de hyènes tachetées (Arsuaga *et al.*, 2010, 2012; Baquedano *et al.*, 2010; Huguet *et al.*, 2010).

3 - MÉTHODES

Après la reprise des fouilles en 2002, un grand effort a été fait concernant la récupération de tous les restes de petits vertébrés fossiles du fait de leur importance pour les données biochronologiques et de leur grande valeur comme indicateurs paléoenvironnementaux et paléoclimatiques.

Dans la zone en cours de fouille du gisement, des carrés d'un mètre carré ont été ouverts et le sédiment a été décapé en tenant compte des couches naturelles. Pour chaque carré et niveau, les échantillons ont été divisés verticalement en intervalles de 10 cm afin de pouvoir détecter au sein d'une même couche les possibles variations quant à leur contenu en petits vertébrés. Chaque échantillon de sédiment fouillé a alors été séparé du limon par la technique du lavage-tamissage avec l'utilisation d'une tour de tamis de maille décroissante de 2 mm et 0,5 mm. Occasionnellement un tamis de 1 cm a été ajouté pour retenir les fractions plus grossières (graviers ou petites pierres) et ceci afin d'éviter la fragmentation des restes de petits vertébrés lors de cette opération. Tout le lavage-tamissage a été fait durant les campagnes de fouilles. Les refus de tamis résultants ont été laissés au soleil sur des plastiques, puis une fois secs, ils ont été mis dans des sachets en plastiques dûment étiquetés.

Le tri des fossiles s'est fait à la fois durant les campagnes de fouilles et plus tard au laboratoire. Pour la fraction plus grossière, retenue dans les tamis de 2 mm, les fossiles ont été séparés directement à l'œil nu, alors que les résidus entre 2 mm et 0,5 mm ont été séparés à l'aide de loupes binoculaires Leica L2 sous un

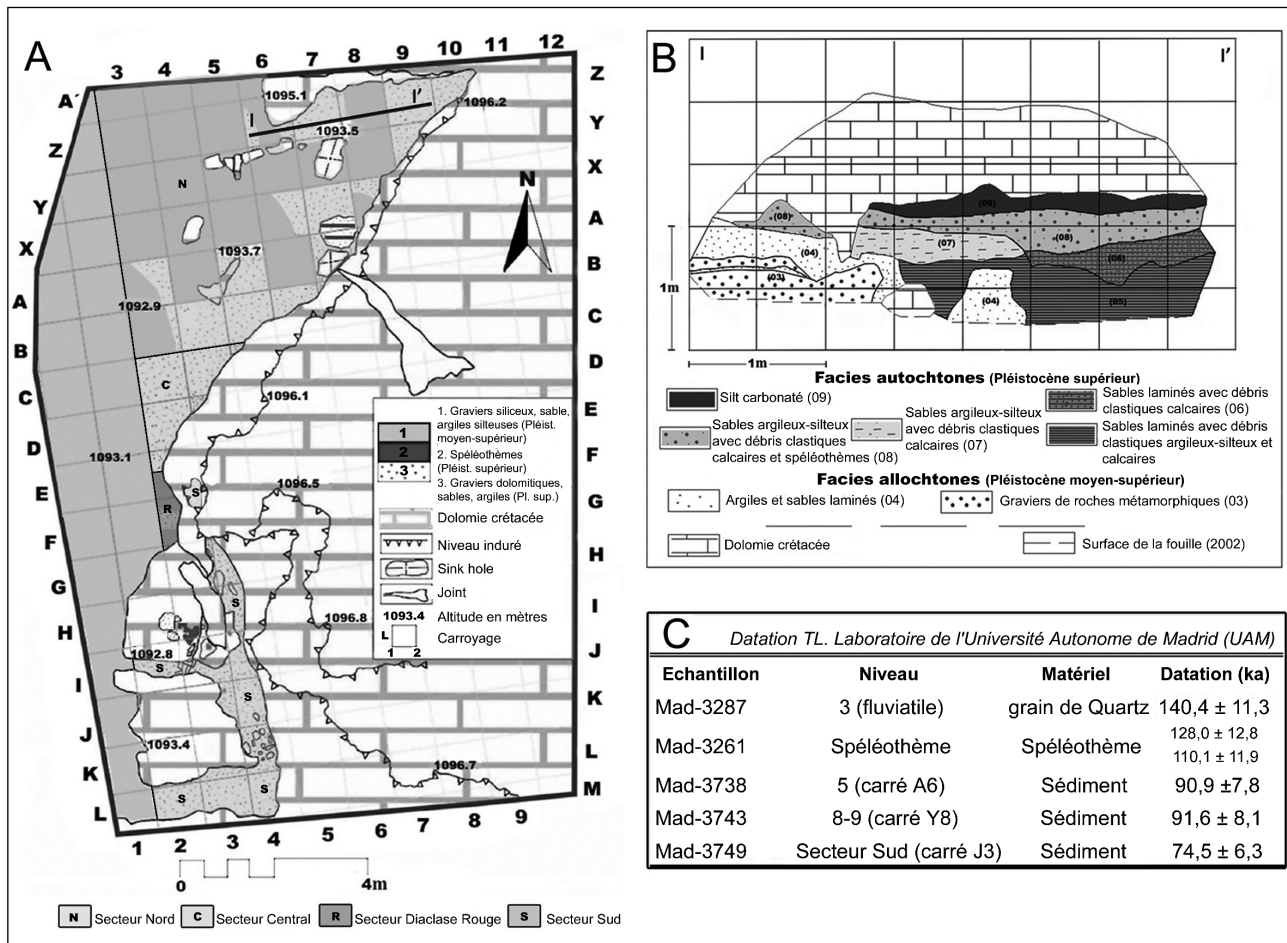


Fig. 2: Plan de la fouille (A), stratigraphie (B) et datations numériques (C) de Cueva del Camino (Pinilla-del-Valle, Madrid), modifié d'après Arsuaga et al. (2012).

Fig. 2: Excavation map (A), stratigraphy (B) and numerical dating (C) of Cueva del Camino (Pinilla-del-Valle, Madrid), modified from Arsuaga et al. (2012).

grossissement de 10X. Tous les ossements et fragments fossiles des échantillons ont été récupérés, même ceux qui ne sont pas identifiables, ainsi que les fragments de charbon, les graines et les divers restes d'invertébrés terrestres.

En plus des restes récupérés par la méthode du lavage-tamassage, certains éléments généralement de plus grande taille ont été récupérés directement lors de la fouille, comme cela est le cas pour certaines grandes vertèbres de serpents, quelques robustes humérus de crapauds et aussi et surtout les plaques de chéloniens.

Les petits vertébrés fossiles ont ensuite été étudiés avec une loupe binoculaire Olympus SZX12 pourvue d'une chambre claire et d'un appareil photographique digital Olympus DP71. L'identification ostéologique des ossements et des dents repose principalement sur les travaux de Chaline (1972, 1974), Felten *et al.* (1973), Szyndlar (1984), Esteban et Sanchiz (1985, 1991), Sevilla (1988), Bailon (1991, 1999), Barahona Quintana (1996), Barahona et Barbadillo (1997) et Blain (2005), entre autres. Les fossiles ont aussi été identifiés à l'aide de matériel de comparaison obtenu à partir de pelotes de réjections, d'excréments de carnivores et d'individus écrasés sur la route récupérés dans le voisinage du gisement, et aussi avec le matériel ostéologique des collections de compa-

raison conservé au Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (CSIC) et à la Estación Biológica de Doñana (CSIC, Séville).

Les fossiles ont été regroupés en utilisant la méthode du Nombre Minimum d'Individus (NMI). Pour chaque échantillon celui-ci a été déterminé en comptant un élément squelettique diagnostique (les premières molaires inférieures pour les rongeurs) et en prenant en compte, lorsque cela a été possible, la latéralité et le sexe (dans le cas des humérus d'anoures). Afin d'éliminer les biais éventuels liés à l'extension des différents secteurs, nous n'avons utilisé qu'un seul carré suffisamment représentatif pour chaque secteur : Secteur nord : Y8 ; secteur central : C4 ; secteur sud : J4.

4 - LES PETITS VERTÉBRÉS

Au total, ce sont plusieurs centaines de milliers de restes fossiles de petits vertébrés qui ont ainsi été récupérés à Cueva del Camino depuis la reprise des campagnes de fouilles en 2002. Parmi ces restes ont été déterminés au niveau du genre ou de l'espèce au moins 20 000 restes d'amphibiens et de reptiles (représentant plus de 3 000 individus), un millier de restes

d'insectivores et de chiroptères (représentant environ 500 individus) et 9000 dents de rongeurs, représentant environ 700 individus. Dans sa totalité, l'association de petits vertébrés de Cueva del Camino est constituée par 31 espèces de micromammifères (17 rongeurs, 7 insectivores, 5 chiroptères et 2 lagomorphes), 11 reptiles et 7 amphibiens (tab. 1 et 2).

4.1 - OBSERVATIONS TAPHONOMIQUES

L'origine de la plus grande partie des restes de micromammifères présents dans les trois secteurs du gisement semble provenir de la prédation, probablement par des carnivores de petite à moyenne taille. Cette interprétation préliminaire se base d'une part, sur le fort pourcentage d'ossements fracturés et digérés et, d'autre part, sur la présence de quelques coprolithes de petite taille contenant des restes de micromammifères. Dans le cas des amphibiens, des reptiles et des chiroptères, connus pour fréquenter les cavités (la zone de pénombre pour les organismes troglodytes comme les chauves-souris ou la zone vestibulaire pour les organismes troglodytes)

comme certains amphibiens) durant au moins une partie de l'année, la mort sur place durant l'hivernation est aussi fort probable.

4.2 - AMPHIBIENS ET REPTILES

Onze reptiles et sept amphibiens sont documentés à l'état fossile à Cueva del Camino. Tous, à l'exception de la tortue d'Hermann, sont actuellement présents dans la vallée du Lozoya. Quant à la répartition spatiale entre les différents secteurs, les espèces à caractère plus thermophiles (comme *Pelobates cultripes*, *Rhinechis scalaris* et surtout *Testudo hermanni*) sont représentées majoritairement dans le secteur central et surtout dans le secteur nord, où elles totalisent respectivement 6 % et 15,9 % de l'assemblage (fig. 3). Le secteur sud voit une diminution du nombre d'espèces par rapport aux secteurs central et nord, et certaines espèces connues pour être favorisées par les environnements perturbés prédominent largement l'association du secteur sud comme *Bufo calamita* (78,2 %) et dans une moindre mesure *Alytes cf. obstetricans* (14,3 %) (fig. 3).

		AMPHIBIENS											REPTILES																		
		<i>Pleurodeles walli</i>	<i>Salamandra salamandra</i>	<i>Triturus marmoratus</i>	<i>Alytes obstetricans</i>	<i>Discoglossus galganoi</i>	<i>Pelobates cultripes</i>	<i>Bufo bufo</i>	<i>Bufo calamita</i>	<i>Hyla arborea</i>	<i>Rana iberica</i>	<i>Pelophylax perezi</i>	<i>Testudo hermanni</i>	<i>Timon lepidus</i>	<i>Lacerta monticola</i>	<i>Lacerta schreiberi</i>	<i>Podarcis hispanica</i>	<i>Podarcis muralis</i>	<i>Psammotritomus algerius</i>	<i>Psammotritomus hispanicus</i>	<i>Anguis fragilis</i>	<i>Chalcides bedriagai</i>	<i>Chalcides striatus</i>	<i>Coronella austriaca</i>	<i>Coronella girondica</i>	<i>Rhinechis scalaris</i>	<i>Malpolon monspessulanus</i>	<i>Natrix maura</i>	<i>Natrix natrix</i>	<i>Vipera latastei</i>	
Cueva del Camino	Secteur Nord				22		3	19	70		5		27	25			Lacertidae indet. 5				1				1	3	6	10	13	9	7
	Secteur Central				3			4	63	sp.	1	2	6	12			Lacertidae indet. 1							7	6	2	2	13	6	4	
	Secteur Sud				36				197		6	2					Lacertidae indet. 7				1								2		1
	Vallée du Lozoya	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Tab. 1 : Distribution du Nombre Minimum d'Individus (NMI) des espèces d'amphibiens et de reptiles identifiés à Cueva del Camino suivant les secteurs et liste des espèces représentées actuellement dans la Haute Vallée du Lozoya.

Pour chaque secteur, un seul carré représentatif a été utilisé afin d'établir le NMI: secteur nord: Y8; secteur central: C4; secteur sud: J4. Pour *Hyla* sp., sa présence dans le secteur central n'a pas été établie dans le carré C4 et par conséquent est indiquée ici sans utiliser le NMI.

Tab. 1: Distribution in Minimum Number of Individuals (MNI) of the amphibian and reptile species identified as fossils in each sector of Cueva del Camino and list of the species that are currently living in the High Valley of the Lozoya river. For each sector, a single representative excavation square has been used to calculate the MNI: sector north: Y8; sector central: C4; sector south: J4. In the case of *Hyla* sp., its presence in the Sector Central has not been established in the square C4 and consequently is indicated here without using MNI.

		INSECTIVORES								CHIROPTERES								RONGEURS												LAGOM					
		<i>Ereaceus europaeus</i>	<i>Crocodyura russula</i>	<i>Sorex gr. araneus</i>	<i>Sorex minutus</i>	<i>Neomys fodiens/anomalus</i>	<i>Talpa europaea / occidentalis</i>	<i>Galemys pyrenaicus</i>	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	<i>Myotis myotis / blythii</i>	<i>Myotis nattereri</i>	<i>Eptesicus serotinus</i>	<i>Plecotus auritus / austriacus</i>	<i>Barbastella barbastellus</i>	<i>Miniopterus schreibersii</i>	<i>Alucicetus bursae</i>	<i>Apodemus sylvaticus</i>	<i>Chionomys nivalis</i>	<i>Microtus cabererae</i>	<i>Microtus gr. lusit.-duodecim.</i>	<i>Microtus agrestis</i>	<i>Microtus arvalis</i>	<i>Microtus cf. nallei</i>	<i>Microtus cf. valleyi</i>	<i>Clethrionomys cf. glareolus</i>	<i>Plomys cornensis</i>	<i>Arvicola sapidus</i>	<i>Arvicola cf. terrestris</i>	<i>Eliomys quercinus</i>	<i>Sciurus vulgaris</i>	<i>Castor fiber</i>	<i>Hystrix cf. brachyura</i>	<i>Oryzoblagus curvicaudus</i>	<i>Lepus granatensis</i>
Cueva del Camino	Secteur Nord	10	48	52	10	14	189		4	2	2	4		30		6	277		51	177	29	42	12	1	1	6	5	1	14	1	+	+	+		
	Secteur Central	1	1	9	3		86				7						55		4	159	44	100				1	1	5	1	9	1	+		+	sp
	Secteur Sud		3	7	2	1	9	1	1		4			5			7	4		22	16	85					2	2	1	2		+	+		+
Vallée du Lozoya		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Tab. 2 : Distribution par secteur du Nombre Minimum d'Individus (NMI) des espèces fossiles de petits mammifères identifiées à Cueva del Camino et liste des espèces vivant actuellement dans la Haute Vallée du Lozoya.

Pour chaque secteur, un seul carré représentatif a été utilisé afin d'établir le NMI: secteur nord: Y8; secteur central: C4; secteur sud: J4. Dans le cas des rongeurs, le NMI a été calculé selon le secteur à partir des premières molaires inférieures, ce qui explique l'absence dans cette figure de taxons comme *Castor* et *Hystrix* qui ne sont pas représentés par cet élément.

Tab. 2: Distribution per sector of the Minimum Number of Individuals (MNI) of fossil small mammal species identified at Cueva del Camino and list of the species presently living in the High Valley of the Lozoya river. For each sector, a single representative excavation square has been used to calculate the MNI: sector north: Y8; sector central: C4; sector south: J4. In the case of rodents, the minimum number of individuals has been calculated for each sector only taking into account the first lower molars, which explains the absence of taxa like *Castor* and *Hystrix* in this figure since they are not represented by this element in the assemblages.

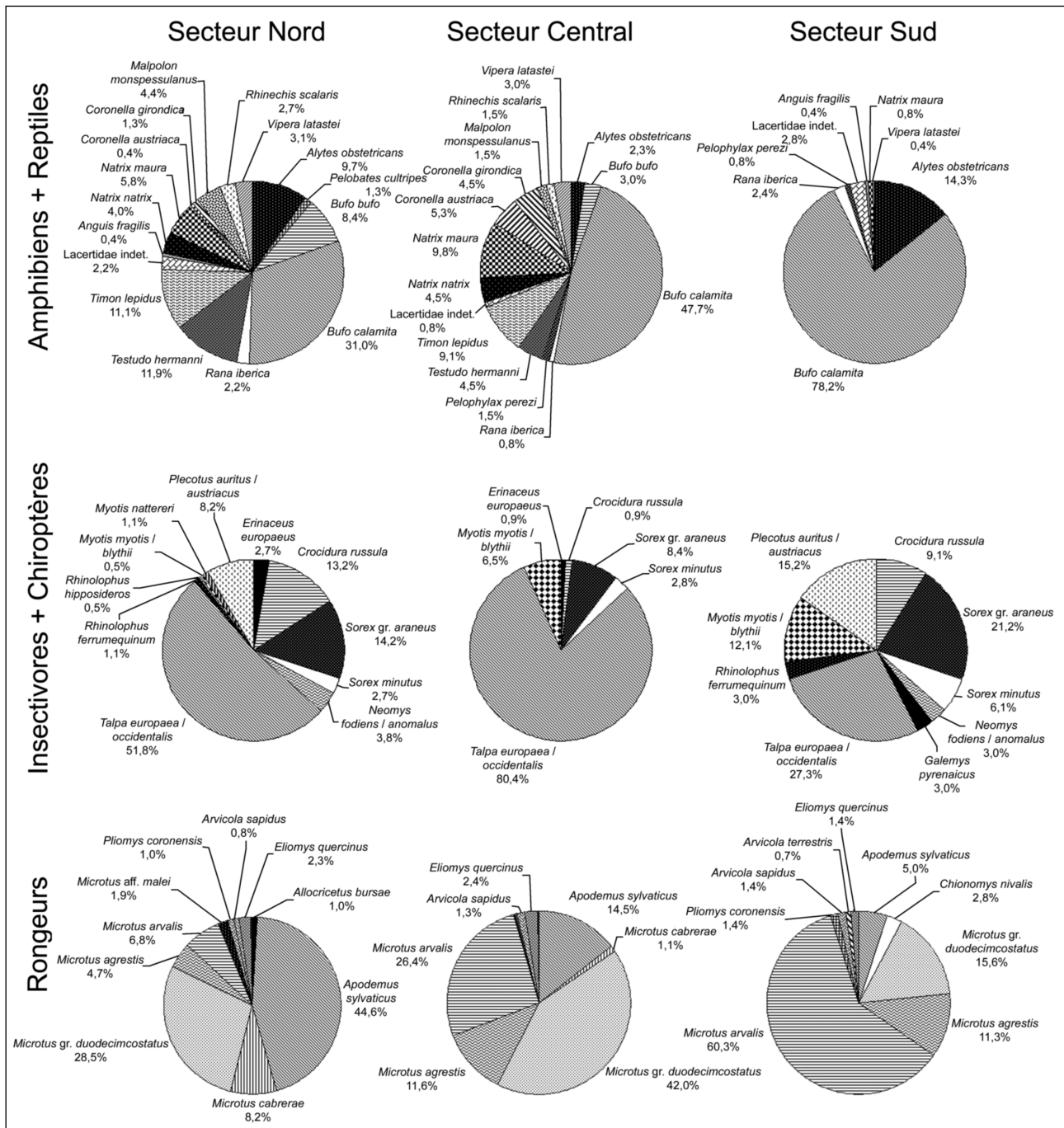


Fig. 3 : Représentation en pourcentage et par secteur du nombre minimum d'individus (NMI) des taxons identifiés à Cueva del Camino.

Afin d'éliminer les biais éventuels résultant de l'extension inégale des différents secteurs, nous n'avons utilisé qu'un seul carré représentatif pour chaque secteur : secteur nord : Y8 ; secteur central : C4 ; secteur sud : J4. Dans le cas des rongeurs, le NMI a été calculé selon le secteur à partir des premières molaires inférieures, ce qui explique l'absence dans cette figure de taxons comme *Castor* et *Hystrix* qui ne sont pas représentés par cet élément.

Fig. 3: Representation in percentages and by sector of the minimum number of individuals for taxa identified at Cueva del Camino. In order to avoid eventual biases resulting from the uneven extension of the various sectors, we have used a single representative excavation square for each sector: sector north: Y8; sector central: C4; sector south: J4. In the case of rodents, the minimum number of individuals has been calculated for each sector only taking into account the first lower molars, which explains the absence of taxa like *Castor* and *Hystrix* in this figure since they are not represented by this element in the assemblages.

4.3 - INSECTIVORES ET CHIROPTÈRES

Il y a sept espèces d'insectivores (Erinaceomorpha + Soricomorpha) à Cueva del Camino toutes représentées actuellement dans la Vallée du Lozoya. La taupe (*Talpa europaea/occidentalis*) qui domine largement (respectivement nord: 51,8 %; central: 80,4 %; et sud: 27,3 %; fig. 3), les musaraignes à dents rouges (*Sorex gr. araneus* et *Sorex minutus*) et la musaraigne à dents blanches

(*Crociodura russula*) sont représentées dans les trois secteurs. Le hérisson (*Erinaceus europaeus*), élément considéré comme étant plus ou moins thermophile, est présent dans le secteur nord et central mais absent du secteur sud. Enfin le crossope (*Neomys fodiens/anomalus*) est présent dans les secteurs nord et sud. Dans le secteur central, les restes d'insectivores sont notablement moins abondants que dans le secteur nord. Le secteur sud n'a fourni que quelques restes d'insectivores avec toutefois

la présence de fossiles indiscutables du desman des Pyrénées (*Galemys pyrenaicus*).

Les chiroptères montrent une richesse spécifique selon les secteurs similaire aux insectivores. Ainsi, ont été identifiés les restes d'au moins cinq espèces différentes dans le secteur nord, deux d'entre elles actuellement absentes de la vallée: le petit rhinolophe fer à cheval (*Rhinolophus hipposideros*) et le murin de Natterer (*Myotis nattereri*), qui ne sont représentés que dans ce secteur. Le secteur central n'a fourni qu'une seule espèce (*Myotis myotis/blythii*) et le secteur sud a fourni quelques restes de trois espèces: *Rhinolophus ferrumequinum*, *Myotis myotis/blythii* et *Plecotus auritus/austriacus*.

4.4 - RONGEURS ET LAGOMORPHES

Les rongeurs sont le groupe le plus diversifié avec 17 espèces. Parmi celles-ci, *Arvicola sapidus*, *A. cf. terrestris*, *Microtus arvalis*, *M. agrestis*, *M. gr. duodecimcostatus*, *Pliomys coronensis*, *Apodemus sylvaticus* et *Eliomys quercinus* sont représentées dans tous les secteurs du gisement, alors que *Sciurus vulgaris*, *Castor fiber*, *M. cabreriae* et *Clethrionomys glareolus* se trouvent seulement dans les secteurs nord et central. Dans le secteur nord dominant *A. sylvaticus* (44,6 %) et *M. gr. duodecimcostatus* (28,5 %) et en plus sont représentés dans ce secteur certaines formes exclusives comme *M. vaufreyi*, *A. bursae*, *M. cf. malei* et *Hystrix cf. brachyura* (fig. 3). Dans le secteur central, les espèces dominantes sont *M. gr. duodecimcostatus* (42,0 %), *M. agrestis* (11,6 %) et *M. arvalis* (26,4 %), alors que dans le secteur sud cette dernière espèce devient l'espèce dominante en représentant 60,3 % de l'assemblage. Enfin, *Chionomys nivalis* est uniquement représenté dans le secteur sud.

En ce qui concerne les lagomorphes, le lapin (*Oryctolagus cuniculus*) est l'espèce la plus abondante dans tout le gisement, alors que le lièvre (*Lepus* sp.) est représenté par un nombre très limité de restes, ce qui empêche pour le moment de préciser son attribution au niveau de l'espèce.

5 - DISCUSSION

Un des aspects les plus marquants de l'assemblage de petits vertébrés de Cueva del Camino est, comme nous l'avons dit dans le titre, sa haute richesse spécifique, avec 49 espèces de vertébrés de petite taille comprenant micromammifères, reptiles et amphibiens. Cette haute richesse spécifique est d'autant plus frappante si on la compare avec des gisements proches et de chronologie similaire. Ainsi, le site de Preresá (Sesé *et al.*, 2011b), situé à 70 km au sud de Cueva del Camino et avec un âge très proche ($84 \pm 5,6$ ka), présente une association de petits mammifères moins riche, constituée par 10 espèces, en comparaison des 31 espèces représentées à Cueva del Camino. Ceci peut être lié à plusieurs facteurs distincts que nous allons examiner.

En premier lieu, l'échantillonnage exhaustif et prolongé du gisement au cours des dix années de campagnes de fouilles a permis de récupérer les restes des taxons les moins fréquents présents dans le site. Durant chaque campagne, environ deux tonnes de sédiment en moyenne ont été traitées par la méthode du lavage-tamassage, ce qui suppose qu'au total, ce sont près de 20 tonnes de sédiment qui ont été lavées. Le lavage-tamassage des sédiments avec des tamis de maille fine (le plus petit ayant une maille de 0,5 mm, suivant en ceci la proposition de Daams & Freudenthal, 1988) conjointement avec le tri des refus à l'aide d'une loupe binoculaire a permis la récupération de la plus grande partie des dents et autres éléments osseux pour ces espèces de vertébrés de petite taille. Certaines espèces comme le castor (*Castor fiber*), le porc-épic (*Hystrix cf. brachyura*), l'écureuil roux (*Sciurus vulgaris*), le campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*), le desman des Pyrénées (*Galemys pyrenaicus*), le petit rhinolophe fer à cheval (*Rhinolophus hipposideros*) ou la rainette (*Hyla* sp.) ont été trouvés dans des proportions très faibles dans le gisement (< 0,1 %), et un effort moindre d'échantillonnage aurait très probablement eu pour conséquence l'absence de certaines d'entre elles. D'un autre côté, certaines espèces de taille particulièrement petite, comme la musaraigne pygmée (*Sorex minutus*), ne peuvent être récupérées que par une telle méthodologie. Ce facteur néanmoins n'explique pas la plus grande richesse spécifique de ce gisement par rapport à d'autres où un effort similaire a été fourni pour la récupération des petits vertébrés (par exemple Preresá; Sesé *et al.*, 2011b).

En deuxième lieu, il existe des facteurs biogéographiques qui favorisent actuellement une haute richesse spécifique en petits vertébrés dans cette région et qui, probablement, ont pu aussi agir de la même façon dans le passé. Le Système Central espagnol, de par sa position au centre de la péninsule Ibérique, fonctionne dans une certaine mesure comme une frontière entre les régions d'influence eurosibérienne situées au nord-ouest, avec un climat plus tempéré et humide, et celles d'influence méditerranéenne situées au sud-est, avec un climat plus chaud et sec (Tellería, 1999). D'un autre côté, du fait de sa plus grande élévation, les précipitations sont plus abondantes dans le Système Central que dans les territoires voisins (Agencia Estatal de Meteorología, 2011). Actuellement, la diversité et l'abondance de micromammifères dans la péninsule Ibérique montrent une corrélation positive avec les précipitations moyennes annuelles (Barbosa & Benzel, 1996; Soriguer *et al.*, 2003). Pour les amphibiens, les facteurs influant sur la richesse spécifique sont l'évapotranspiration actuelle annuelle (une mesure de la disponibilité conjointe d'énergie et d'eau dans un environnement) et les précipitations (Rodríguez *et al.*, 2005; Aragón *et al.*, 2010). C'est pourquoi certaines espèces rencontrent leur limite de distribution méridionale dans ce système montagneux, comme le desman (*Galemys pyrenaicus*), le campagnol des champs (*Microtus arvalis*), le campagnol de Male (*Microtus malei*), la musaraigne pygmée (*Sorex minutus*), le triton marbré (*Triturus marmoratus*), la grenouille ibérique

(*Rana iberica*), l'orvet (*Anguis fragilis*) ou le lézard des Pyrénées (*Iberolacerta monticola*). Ce facteur est aussi la raison pour laquelle les gisements pléistocènes situés dans le Système Central en général, et Cueva del Camino en particulier, présentent une plus forte richesse spécifique que ceux situés plus au nord dans la Meseta castellonaise (par exemple Cueva de la Zarzamora; Sala *et al.*, 2011), ou plus au sud dans le Bassin de Madrid (Sesé & Soto, 2000, 2002a,b; Sesé *et al.*, 2011a,b).

En troisième lieu, la localisation du gisement dans le fond d'une vallée fermée de dimensions restreintes (près de 300 km²), entourée de reliefs allant jusqu'à 2 400 m d'altitude (c'est-à-dire plus de 1 000 m de dénivelé par rapport au gisement) détermine l'existence aujourd'hui, et probablement aussi durant le début du Pléistocène supérieur, d'une grande variété d'habitats aux alentours immédiats du site adéquate pour maintenir des espèces de petits vertébrés avec des préférences écologiques distinctes. C'est pour cela, que nous trouvons dans la vallée des espèces de petits vertébrés liées à des milieux de prairies, de zones rocheuses, de tourbières, de bord de cours d'eau et de milieux forestiers, entre autres. Ce fait est d'autant plus évident lorsque nous comparons la richesse spécifique de Cueva del Camino avec d'autres gisements situés dans des vallées avec un relief plus uniforme, comme ceux du Bassin de Madrid.

Enfin, une petite partie de cette longue liste d'espèces de petits vertébrés de Cueva del Camino est due à des différences de distribution entre les différents secteurs. Néanmoins, la contribution de ce facteur à la richesse spécifique observée dans le gisement est réduite, du fait que le secteur nord contient la presque totalité des espèces présentes dans le gisement, sauf *Chionomys nivalis* et *Galemys pyrenaicus*, qui comme nous l'avons déjà dit, ne se trouvent que dans le secteur sud où, en revanche, *M. cabreræ* est absent. Ces différences dans la composition des associations de petits vertébrés entre secteurs distincts sont probablement autant dues à de petites différences de chronologie que de contexte climatique, entre les différents secteurs, comme le mettent en évidence les datations réalisées, qui indiquent que le secteur sud est légèrement plus moderne (environ 75 ka, MIS 5a) que les secteurs nord et central (environ 90 ka, MIS 5b). Cette explication semble être plus probable que les autres alternatives, comme celle qui suggère que ces différences soient le reflet d'une sélection introduite par les agents accumulateurs de la concentration de petits vertébrés. D'une part, la présence de *C. nivalis* dans le secteur sud est en accord avec ces datations plus récentes pour ce secteur en comparaison avec le reste du gisement. Dans la péninsule Ibérique, *C. nivalis* est en effet absent des associations de micromammifères du Pléistocène moyen et aussi de la base du Pléistocène supérieur. La citation la plus ancienne de l'espèce correspond très probablement aux niveaux X et XI de Cueva de la Carrihuela (Ruiz Bustos, 2000), datés entre 70 et 80 ka (Fernández *et al.*, 2007), ce qui laisserait supposer que l'entrée de *C. nivalis* à travers les

Pyrénées se soit produite à la fin du stade isotopique marin 5 (vraisemblablement au cours du MIS 5a). Son absence dans les secteurs nord et central serait donc très probablement due à ce que leur âge soit plus ancien que l'entrée de cette espèce dans la péninsule Ibérique. D'autre part, la présence de *C. nivalis* dans le secteur sud coïncide avec l'absence de *M. cabreræ* et avec une importante réduction de la diversité dans ce secteur en relation avec une évolution climatique vers un climat plus froid dans le secteur sud que dans les autres secteurs. En effet, à l'intérieur de l'association de rongeurs du secteur sud *M. arvalis* est l'espèce dominante, constituant dans certains échantillons de ce secteur jusqu'à 90 % de l'association de petits mammifères. Ces données suggèrent donc des différences importantes entre le milieu pendant lequel se forme le secteur sud par rapport aux autres secteurs, et renforcent l'idée que les différences quant à la représentation des espèces entre les différents secteurs soient dues plus à des facteurs chronologiques et climatiques qu'aux autres alternatives énoncées dans ce travail.

6 - CONCLUSION

Les sédiments datés du début du Pléistocène supérieur (fin du MIS 5 : MIS 5b et MIS 5a) du gisement de Cueva del Camino (Pinilla del Valle, Madrid) ont livré les restes fossiles d'au moins 49 espèces de petits vertébrés (7 anoures, 11 reptiles, 7 insectivores, 5 chiroptères, 17 rongeurs et 2 lagomorphes), représentant ainsi l'un des assemblages en petits vertébrés pléistocènes les plus diversifiés pour la péninsule Ibérique. Bien qu'aujourd'hui la Haute Vallée du Lozoya au centre de l'Espagne soit actuellement aussi l'un des environnements naturels les plus diversifiés en ce qui concerne les petits vertébrés terrestres dans la péninsule Ibérique, avec 13 espèces d'amphibiens, 17 de reptiles et 26 de micromammifères, les raisons de cette haute richesse spécifique au cours du Pléistocène supérieur ancien ont été mises en relation avec 1) la méthodologie de récupération systématique employée durant 10 campagnes de fouille à Cueva del Camino, 2) la localisation biogéographique du gisement à la limite entre les zones d'influence eurosibérienne et méditerranéenne et dans le Système Central espagnol avec des sommets à proximité avoisinant 2 400 m d'altitude et occasionnant des précipitations moyennes annuelles plus élevées que dans les territoires voisins, 3) les particularités topographiques de la Haute Vallée du Lozoya permettant une forte hétérogénéité d'habitat ayant donc pu favoriser des espèces avec des besoins écologiques différents, et enfin 4) de petites différences chronologiques (et par conséquent probablement aussi climatiques) entre les différents secteurs qui ont alors permis d'enregistrer dans le secteur sud (très légèrement plus récent que les secteurs nord et central) l'entrée plus tardive dans la péninsule Ibérique du campagnol des neiges (*Chionomys nivalis*) entre 80 et 70 ka (MIS 5a).

REMERCIEMENTS

La Communauté de Madrid, le Ministère de la Culture, le Groupe Mahou et le Canal de Isabel II ont soutenu et financé les campagnes de fouilles ainsi que l'étude des gisements de Pinilla del Valle. Nous sommes aussi reconnaissants aux fouilleurs du Projet de Pinilla del Valle ainsi qu'aux étudiants qui ont participé au tri des petits vertébrés dans le site de fouille et au Museo Arqueológico Regional de Madrid. Cette étude est aussi une contribution aux projets de recherche CGL2012-38358 (Ministerio de Economía y Competitividad), SGR2009-324 (Generalitat de Catalunya), UCM-910607 (Universidad Complutense de Madrid) et S2010/BMD-2330 (programme d'activités I+D entre groupes de recherche de la Communauté de Madrid).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGENCIA ESTATAL DE METEOROLOGÍA, 2011 - *Atlas climático ibérico*. Instituto Nacional de Meteorología, Madrid, 79 p.
- AGUIRRE E. 1989 - Vertebrados del Pleistoceno continental. In A. Pérez-González, P. Cabra Gil & A. Martín-Serrano (coord.), *Mapa del cuaternario de España: Escala 1:1.000.000*. Instituto Tecnológico Geominero de España, Madrid, 47-69.
- ALFÉREZ F., MOLERO G., MALDONADO E., BUSTOS V., BREA P. & BUITRAGO A.M., 1982 - Descubrimiento del primer yacimiento cuaternario (Riss-Würm) de vertebrados con restos humanos en la provincia de Madrid (Pinilla del Valle). *Coloquios de Paleontología*, 37, 15-32.
- ALFÉREZ F. & ROLDÁN B., 1992 - Un molar humano Anteneandental con patología traumática procedente del yacimiento cuaternario de Pinilla del Valle. *Munibe (Suplemento)*, 8, 183-188.
- ARAGÓN P., LOBO J.M., OLALLA-TÁRRAGA M.Á. & RODRÍGUEZ M.Á., 2010 - The contribution of contemporary climate to ectothermic and endothermic vertebrate distributions in a glacial refuge. *Global Ecology and Biogeography*, 19 (1), 40-49.
- ARRIBAS A. & JORDÁ J.F. 1999 - Los mamíferos del Cuaternario kárstico de Guadalajara (Castilla-La Mancha, España). In E. Aguirre & I. Rábano (coord.), *La huella del pasado; Fósiles de Castilla-La Mancha*. Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha, Toledo, 327-354.
- ARSUAGA J.L., BAQUEDANO E., PÉREZ-GONZÁLEZ A., SALA M.T.N., GARCÍA N., ÁLVAREZ D., LAPLANA C., HUGUET R., SEVILLA P., MALDONADO E., BLAIN H.-A., QUAM R., RUIZ-ZAPATA M.B., SALA P., GIL GARCÍA M.J., UZQUIANO P. & PANTOJA A., 2010 - El yacimiento arqueopaleontológico del Pleistoceno Superior de la Cueva del Camino en el Calvero de la Higuera (Pinilla del Valle, Madrid). *Zona Arqueológica*, 13, 422-442.
- ARSUAGA J.L., BAQUEDANO E., PÉREZ-GONZÁLEZ A., SALA N., QUAM R.M., RODRÍGUEZ L., GARCÍA R., GARCÍA N., ÁLVAREZ-LAO D., LAPLANA C., HUGUET R., SEVILLA P., MALDONADO E., BLAIN H.-A., RUIZ-ZAPATA M.B., SALA P., GIL-GARCÍA M.J., UZQUIANO P., PANTOJA A. & MÁRQUEZ B., 2012 - Understanding the ancient habitats of the last-interglacial (late MIS 5) Neanderthals of central Iberia: Paleoenvironmental and taphonomic evidence from the Cueva del Camino (Spain) site. *Quaternary International*, 275, 55-75.
- BAQUEDANO E., ARSUAGA J.L. & PÉREZ-GONZÁLEZ A., 2010 - Homínidos y carnívoros: competencia en un mismo nicho ecológico pleistoceno: los yacimientos del Calvero de la Higuera en Pinilla del Valle. In Consejería de Cultura y Deportes & Comunidad de Madrid (eds.), *Actas de las quintas jornadas de Patrimonio Arqueológico en la Comunidad de Madrid*. Dirección General de Patrimonio Histórico, Madrid, 61-72.
- BAILON S., 1991 - *Amphibiens et reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne: mise en place et évolution des faunes*. Thèse de Doctorat, Université Paris 7 Diderot, 499 p.
- BAILON S., 1999 - Différentiation ostéologique des Anoures (Amphibia, Anura) de France. *Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie. Série C, Varia*, 1, 1-38.
- BARAHONA F. & BARBADILLO L.J., 1997 - Identification of some Iberian lacertids using skull characters. *Revista Española de Herpetología*, 11, 47-62.
- BARAHONA QUINTANA F.F., 1996 - *Osteología craneal de Lacértidos de la Península Ibérica e Islas Canarias: Análisis sistemático filogenético*. Doctoral thesis, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, 514 p.
- BARBOSA A. & BENZAL J., 1996 - Diversity and abundance of small mammals in Iberia: peninsular effect or habitat suitability? *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 61 (4), 236-241.
- BLAIN H.-A. 2005 - *Contribution de la paléoherpétofaune (Amphibia et Squamata) à la connaissance de l'évolution du climat et du paysage du Pliocène supérieur au Pléistocène moyen d'Espagne*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 402 p.
- CHALINE J., 1972 - *Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France: systématique, biostratigraphie, paléoclimatologie*. Cahiers de Paléontologie. Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, 410 p.
- CHALINE J. (dir.), 1974 - *Les Proies des rapaces: petits mammifères et leur environnement*. Doin, Paris, 141 p.
- DAAMS R. & FREUDENTHAL M., 1988 - Synopsis of the Dutch-Spanish collaboration program in the Neogene of Calatayud-Teruel Basin. 1976-1986. *Scripta Geologica, Special Issue*, 1, 3-18.
- DÍEZ J.C., 1993 - Estudio tafonómico de los macrovertebrados de yacimientos del Pleistoceno medio. *Complutum*, 4, 21-40.
- ESTEBAN M. & SANCHIZ B., 1985 - Herpetofauna de Erralla. *Munibe. Antropología-Arkeología*, 37, 81-86.
- ESTEBAN M. & SANCHIZ B., 1991 - Sobre la presencia de *Rana iberica* en el Pleistoceno burgalés. *Revista Española de Herpetología*, 5, 93-99.
- FELTEN H., HELFRICHT A. & STORCH G., 1973 - Die Bestimmung der europäischen Fledermäuse nach der distalen Epiphyse des Humerus. *Senckenbergiana Biologica*, 54 (4/6), 291-297.
- FERNÁNDEZ S., FUENTES N., CARRIÓN J.S., GONZÁLEZ-SAMPÉREZ P., MONTOYA E., FIL G., VEGA-TOSCANO G. & RIQUELME J.A., 2007 - The Holocene and Upper Pleistocene pollen sequence of Carhuela Cave, southern Spain. *Geobios*, 40 (1), 75-90.
- HUGUET R., ARSUAGA J.L., PÉREZ-GONZÁLEZ A., ARRIAZA M.C., SALA-BURGOS M.T.N., LAPLANA C., SEVILLA P., GARCÍA-GARCÍA N., ÁLVAREZ-LAO D., BLAIN H.-A. & BAQUEDANO E., 2010 - Hominids and hienas in the Calvero de la Higuera (Pinilla del Valle, Madrid) durante el Pleistoceno Superior. Resultados preliminares. *Zona Arqueológica*, 13, 444-458.
- LÓPEZ-GARCÍA J.M., 2011 - *Los micromamíferos del Pleistoceno Superior de la Península Ibérica. Evolución de la diversidad taxonómica y cambios paleoambientales*. Editorial Académica Española, Saarbrücken, 416 p.
- PALACIOS D., DE ANDRÉS N., DE MARCOS J. & VÁZQUEZ-SELEM L., 2012 - Glacial landforms and their paleoclimatic significance in Sierra de Guadarrama, Central Iberian Peninsula. *Geomorphology*, 139-140, 67-78.
- PÉREZ-GONZÁLEZ A., KARAMPAGLIDIS T., ARSUAGA J.L., BAQUEDANO E., BÁREZ S., GÓMEZ J.J., PANERA J., MÁRQUEZ B., LAPLANA C., MOSQUERA M., HUGUET R., SALA P., ARRIAZA M.C., BENITO A., ARACIL E. & MALDONADO E., 2010 - Aproximación geomorfológica a los yacimientos del Pleistoceno Superior del Calvero de la Higuera en el Valle Alto del Lozoya (Sistema Central Español, Madrid). *Zona Arqueológica*, 13, 404-419.
- PRIETO CANA D. & DE LUCIO J.V., 1995 - *Especies y hábitats del Valle Alto del Lozoya: conocimiento actual sobre su estado de conservación*. Serie Documentos, 17. Centro de Investigación de Espacios Naturales Protegidos Fernando González Bernáldez, Soto del Real, 1-88.
- RODRÍGUEZ M.Á., BELMONTES J.A. & HAWKINS B.A., 2005 - Energy, water and large-scale patterns of reptile and amphibian species richness in Europe. *Acta Oecologica*, 28 (1), 65-70.
- RUIZ BUSTOS A., 2000 - *Estudio paleoecológico de los sedimentos con presencia del hombre de Neandertal en la Cueva de la Carhuela (Piñar, Granada)*. Ayuntamiento de Piñar, Granada, 91 p.
- SALA M.T.N., ARSUAGA J.L., LAPLANA C., RUIZ ZAPATA B., GIL GARCÍA M.J., GARCÍA N., ARANBURU A. & ALGABA M., 2011 - Un paisaje de la Meseta durante el Pleistoceno Superior. Aspectos paleontológicos de la Cueva de la Zarzamora (Segovia, España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Geológica*, 105 (1-4), 67-85.
- SESÉ C. & SEVILLA P., 1996 - Los micromamíferos del Cuaternario peninsular español: Cronostratigrafía e implicaciones bioestratigráficas. *Revista Española de Paleontología*, n° extraordinario, 278-287.

- SESÉ C. & SOTO E., 2000** - Vertebrados del Pleistoceno de Madrid. *Arqueología, Paleontología y Etnografía*, **6**, 216-243.
- SESÉ C. & SOTO E., 2002a** - Vertebrados del Pleistoceno del Jarama y Manzanares. *Zona Arqueológica*, **1**, 319-337.
- SESÉ C. & SOTO E., 2002b** - Catálogo de los yacimientos de vertebrados del Pleistoceno en las terrazas de los ríos Jarama y Manzanares. *Zona Arqueológica*, **1**, 431-457.
- SESÉ C., PANERA J., RUBIO-JARA S. & PÉREZ-GONZÁLEZ A., 2011a** - Micromamíferos del Pleistoceno medio y Pleistoceno Superior en el Valle del Jarama: yacimientos de Valdocarros y HAT (Madrid, España). *Estudios Geológicos*, **67** (1), 131-151.
- SESÉ C., RUBIO-JARA S., PANERA J. & PÉREZ-GONZÁLEZ A., 2011b** - Micromamíferos del Pleistoceno Superior del Yacimiento de PRERESA en el Valle del Manzanares y su contribución a la reconstrucción paleoambiental de la Cuenca de Madrid durante el Pleistoceno. *Estudios Geológicos*, **67** (2), 471-494.
- SEVILLA P., 1988** - Estudio paleontológico de los Quirópteros del Cuaternario español. *Paleontología i Evolució*, **22**, 113-233.
- SORIGUER R.C., CARRO F., MÁRQUEZ F.J. & FANDOS P., 2003** - La diversidad y abundancia de los micromamíferos ibéricos. In J.M. Pérez Jiménez (coord.), *In memoriam al Prof. Dr. Isidoro Ruiz Martínez*. Universidad de Jaén, Servicio de Publicaciones e Intercambio Científico, Jaén, 439-478.
- SOTO E. & SESÉ C., 1987** - Mamíferos del Pleistoceno del municipio de Madrid. *Estudios de Prehistoria y Arqueología Madrileñas*, **5**, 11-35.
- SZYNDLAR Z., 1984** - Fossil snakes from Poland. *Acta Zoologica Cracoviensia*, **28**, 1-156.
- TELLERÍA J.L., 1999** - La diversidad de vertebrados del Valle de El Páular (Madrid). In Servicio de Conservación y Protección del Medio Natural (coord.), *Primeros Encuentros Científicos del Parque Natural de Peñalara y del Valle de El Páular. El Páular (Rascafría): Mayo 1998*. Consejería de Medio Ambiente, Comunidad de Madrid, Guadarrama, 155-162.

7.3. Datos sobre la diversidad y riqueza específica procedentes de otros yacimientos de Pinilla del Valle

En el caso de la Cueva del Camino, la elevada diversidad y riqueza específica ha sido atribuida a las cuatro razones que se exponen en el artículo de Laplana *et al.* (2013a). Algunas de estas razones sirven para explicar las características de las asociaciones de otros yacimientos de Pinilla del Valle, como el Sondeo Galería. Un listado faunístico preliminar de este yacimiento ha sido publicado en Laplana *et al.* (2013b). Estudios posteriores han permitido añadir más especies a este listado, como el castor, (*Castor fiber*) y una especie indeterminada de liebre (*Lepus* sp.). Este yacimiento ha sido situado cronológicamente al final del Pleistoceno Medio, a partir de la interpretación biocronológica de su asociación de micromamíferos. Comparado con otros yacimientos de edad similar de las cuencas de los ríos Jarama y Manzanares, llama la atención el hecho de que en Sondeo Galería se han encontrado especies que hasta ahora no habían sido identificadas en este conjunto de yacimientos, como *Microtus vaufreyi* o *Microtus agrestis*. De nuevo, dos factores biogeográficos, la localización en altura y el marcado gradiente altitudinal existente en el entorno del yacimiento, pueden aducirse para explicar la presencia de estas especies en Sondeo Galería y su ausencia en los yacimientos de las terrazas de los ríos madrileños.

La Cueva de la Buena Pinta supone un caso particular, ya que viene a añadir un nuevo factor a la interpretación de la elevada diversidad y riqueza específica de los yacimientos de Pinilla del Valle. En los niveles de mediados del Pleistoceno Superior de este yacimiento se ha encontrado una asociación constituida por 19 especies de roedores (Laplana *et al.*, 2016), lo que supone un número muy alto en comparación con otros yacimientos de cronología similar para el mismo ámbito geográfico, e incluso para otros yacimientos de Pinilla del Valle (en la Cueva del Camino se han identificado 17 especies de roedores). En este caso, el estudio tafonómico ha revelado que existen diferencias de conservación entre los restos de distintas especies presentes en el yacimiento. Los ejemplares de *M. brecciensis* y *M. vaufreyi* están extensamente impregnados de manganeso, lo que les confiere un color negro, frente al color anaranjado de la mayoría de los restos de otras especies. Este hecho, junto a la incongruencia del significado biocronológico de estas especies (características del Pleistoceno Medio) en un conjunto típico del Pleistoceno Superior, incluido en

sedimentos datados por termoluminiscencia hacia mediados de este período, indican que los restos de estas dos especies son elementos reelaborados procedentes de sedimentos más antiguos (Laplana *et al.*, 2016). Por consiguiente, los niveles de mediados del Pleistoceno Superior de la Cueva de la Buena Pinta contienen asociaciones de microvertebrados promediadas temporalmente (*time-averaged*). Este proceso y su resultado conllevan un incremento de la riqueza específica de dichos niveles, independiente de los ya señalados al tratar el caso de la Cueva del Camino.

7.4. Conclusiones

La elevada diversidad y riqueza específica de las asociaciones de microvertebrados de los yacimientos de Pinilla del Valle son el resultado de cinco factores:

- La utilización tanto en el campo (lavado de las muestras) como en el laboratorio (triado con lupas binoculares a los aumentos adecuados) de la apropiada metodología de recuperación de los restos, mantenida a lo largo de sucesivas campañas de excavación, que ha permitido procesar grandes muestras de sedimento (Laplana *et al.*, 2013a).
- La localización biogeográfica de los yacimientos en el Sistema Central español, en el límite entre las zonas de influencia eurosiberiana y mediterránea, en un valle rodeado de elevaciones de hasta 2400 m, que favorecen la acumulación de precipitaciones respecto a las regiones más bajas que lo rodean (Laplana *et al.*, 2013a).
- Las particularidades topográficas del valle alto del río Lozoya, con un importante gradiente altitudinal en una extensión geográfica reducida, que favorecen la heterogeneidad de los hábitats disponibles en torno a los yacimientos (Laplana *et al.*, 2013a).
- Pequeñas diferencias cronológicas y climáticas en el registro sedimentario registrado en los yacimientos (Laplana *et al.*, 2013a).
- Existencia en algunos yacimientos de asociaciones promediadas temporalmente, que incluyen en los mismos sedimentos elementos acumulados, resedimentados y reelaborados (Laplana *et al.*, 2016).

7.5. Referencias

Laplana, C., Blain, H.-A., Sevilla, P., Arsuaga, J. L., Baquedano, E. y Pérez-González, A. (2013a). Un assemblage de petits vertébrés hautement diversifié de la fin du MIS5 dans un environnement montagnard au centre de l'Espagne (Cueva del Camino, Pinilla del Valle, Communauté Autonome de Madrid). *Quaternaire*, 24 (2): 207-216.

Laplana, C., Sevilla, P., Blain, H.-A., Araujo, C., Arsuaga, J. L., Baquedano, E. y Pérez-González, A. (2013b). Microvertebrados del nuevo yacimiento "Sondeo Galería" del Calvero de la Higuera (Pleistoceno Medio final, Pinilla del Valle, Madrid). *XXIX Jornadas de Paleontología*, 87-88.

Laplana, C., Herráez, E., Yravedra Saínz de los Terreros, J., Bárez, S., Rubio-Jara, S., Panera, J., Rus, I. y Pérez-González, A. (2015). Biocronología de la Terraza Compleja de Butarque del río Manzanares en el Estanque de Tormentas al sur de Madrid (España). *Estudios Geológicos*, 71 (1): e028.

Laplana, C., Sevilla, P., Blain, H.-A., Arriaza, M. C., Arsuaga, J. L., Pérez-González, A. y Baquedano, E. (2016). Cold-climate rodent indicators for the Late Pleistocene of Central Iberia: New data from the Buena Pinta Cave (Pinilla del Valle, Madrid Region, Spain). *Comptes Rendus Palevol*, 15: 696-706.

López-Martínez, N. (1980). Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera) del sitio de ocupación achelense de Áridos-1 (Arganda, Madrid). *Ocupaciones achelenses en el valle del Jarama*. Publicaciones de la Excm. Diputación Provincial de Madrid, 161-202.

Sesé, C., Panera, J., Rubio-Jara, S. y Pérez-González, A. (2011a). Micromamíferos del Pleistoceno Medio y Pleistoceno Superior en el Valle del Jarama: yacimientos de Valdocarros y HAT (Madrid, España). *Estudios Geológicos*, 67 (1): 131-151.

Sesé, C., Rubio-Jara, S., Panera, J. y Pérez-González, A. (2011b). Micromamíferos del Pleistoceno Superior del yacimiento de PRERESA en el valle del Manzanares y su

contribución a la reconstrucción paleoambiental de la cuenca de Madrid durante el Pleistoceno. *Estudios Geológicos*, 67 (2): 471-494.

Sesé, C. y López Martínez, N. (2013). Nuevos datos paleontológicos del Pleistoceno en el Valle del Manzanares (Madrid, España): Los micromamíferos del yacimiento del Arenero de Arriaga. *Estudios Geológicos*, 69 (2): 271-282.

8. BIOGEOGRAFÍA DE

Microtus cabreræ

8. BIOGEOGRAFÍA DE *Microtus cabreræ*

8.1. Introducción

En el artículo que se presenta a continuación (Laplana y Sevilla, 2013) se realiza un análisis de la biogeografía de *M. cabreræ* a lo largo de su historia evolutiva. Se ha seleccionado este taxón por los siguientes motivos:

- Se encuentra presente en los yacimientos de Pinilla del Valle (Cueva del Camino, Abrigo de Navalmaíllo y Cueva de la Buena Pinta), cuyo registro es especialmente relevante ya que, en el caso de la Cueva del Camino, constituye la cita más antigua de esta especie en territorio peninsular.

- Se trata de una especie con una morfología muy característica, siendo difícil confundirla con otras especies (salvo tal vez con su antecesor, *M. brecciansis*). Por ello, se puede considerar que todas las citas de esta especie son correctas, aunque el material no haya sido descrito en detalle ni figurado.

- Cuenta con un registro relativamente abundante a lo largo de todo el Pleistoceno Superior y Holoceno, hasta la actualidad.

- Se trata de una especie de requerimientos termófilos. En el capítulo 9 de esta Tesis se analizan aspectos biogeográficos de otras especies de micromamíferos presentes en la península ibérica con preferencias por climas fríos. La elección de *M. cabreræ* permite contrastar los patrones biogeográficos en micromamíferos con preferencias por climas cálidos y fríos a lo largo del Pleistoceno Superior.

A continuación, se incluye el artículo dedicado a la biogeografía de este topillo (Laplana y Sevilla, 2013). Después, se discuten algunas cuestiones de índole biogeográfica, evolutiva y biocronológica que no habían sido abordadas en el artículo antes citado. En el anexo I, se realiza una descripción del material asignado a *M. cabreræ* en los yacimientos de Pinilla del Valle para justificar su identificación.

Nota: sobre la adscripción genérica de *Microtus cabreræ*

Existe cierto consenso en la bibliografía en reconocer las características particulares de la especie actual *Microtus cabreræ* y de sus antecesores con respecto a otras especies del género *Microtus*, y por ello, los representantes de este linaje se incluyen en el subgénero *Iberomys* Chaline, 1972. Algunos autores consideran que estas características particulares son suficientes para elevar *Iberomys* a rango de género (Cuenca-Bescós *et al.*, 1995; Cuenca-Bescós y Laplana, 1995; Cuenca-Bescós *et al.*, 2014). Estos estudios no están apoyados por ningún análisis filogenético basado en datos anatómicos o genéticos que sustente esta interpretación. Los análisis filogenéticos disponibles basados en datos genéticos (Jaarola *et al.*, 2004; Liu *et al.*, 2012; Li *et al.*, 2016) incluyen la especie actual dentro del género *Microtus*, aunque en general en estos análisis la posición de la especie actual carece de soporte (p. e., Martinkova y Moravec, 2012). Ante esta situación de falta de resultados concluyentes sobre el rango genérico o subgenérico de este taxón, siguiendo la recomendación de estabilidad en la nomenclatura del International Code of Zoological Nomenclature (4ª edición, 1999), en este trabajo preferimos considerar *Iberomys* como un taxón de rango subgenérico, e incluir a sus representantes dentro del género *Microtus*, que es el uso dominante en la bibliografía y presente en la mayor parte de las obras de referencia, como el Atlas of European Mammals (Mitchell-Jones *et al.*, 1999), Pleistocene rodents of Europe (Kowalski, 2001), Mammal Species of the World (Wilson y Reeder, 2005), Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España (Palomo *et al.*, 2007), y en las síntesis más recientes sobre la biología y taxonomía de su representante actual (Pita *et al.*, 2014).

8.2. Artículo 2: Laplana, C. y Sevilla, P. (2013). Documenting the biogeographic history of *Microtus cabreræ* through its fossil record. *Mammal Review*, 43: 309-332.

La información suplementaria que acompaña a este artículo se encuentra en los anexos II, III y IV.

REVIEW

Documenting the biogeographic history of *Microtus cabreræ* through its fossil record

César LAPLANA* Museo Arqueológico Regional, Pza. Bernardas s/n, 28801 Alcalá de Henares (Madrid), Spain. E-mail: cesar.laplana@gmail.com

Paloma SEVILLA Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas (UCM), C/ José Antonio Novais 2, 28040 Madrid, Spain. E-mail: psevilla@geo.ucm.es

Keywords

Holocene Climatic Optimum, Iberian Peninsula, Last Glacial Maximum, post-glacial recolonization, southern France

*Correspondence author.

Submitted: 18 September 2012

Returned for revision: 16 October 2012

Revision accepted: 21 December 2012

Editor: KH

doi:10.1111/mam.12003

ABSTRACT

1. *Microtus cabreræ* is an Iberian endemic vole species with specific adaptations to the subhumid Mediterranean climate. Its living populations are under a regressive trend. The earliest known records of *Microtus cabreræ* date from the late Middle Pleistocene, and it originated from *Microtus brecciensis*.
2. We describe changes in the geographic distribution of *Microtus cabreræ* throughout its history based on its palaeontological record, and link them to environmental changes that have taken place since the appearance of *Microtus cabreræ*.
3. A series of successive chronological intervals comprising the recorded existence of the species was established, so that the majority of the published fossil records of *Microtus cabreræ* could be used for analysis. For each interval, a map with the inferred distribution of the species was created. The maps were used to establish variations in the species' distribution through time.
4. A first regression in the extent of the distribution of *Microtus cabreræ* took place in Marine Isotope Stage 2, when the species abandoned south-eastern France and central Spain, where it had been present since the beginning of the Late Pleistocene. This range contraction was probably due to the global decline in temperatures and rainfall that took place in this period. After a rapid recolonization of most of the previously abandoned areas at the beginning of the Holocene and a remarkable increase in records during the Neolithic, a new gradual decrease of records is observed from the Neolithic to the Roman period, intensifying from c. 2000 years ago onwards and ending with the final disappearance of the species from south-western France and north-eastern Iberia. This second decline is linked to the aridification of the Mediterranean entourage that started in the mid-Holocene and has been enhanced by human modification of the landscape. The species is shown to be sensitive to climate change.

INTRODUCTION

Cabrera's vole *Microtus cabreræ* is a stout vole included in the monotypic subgenus *Iberomys*. The species recently originated from *Microtus brecciensis*, probably during the late Middle Pleistocene. It is presently endemic to the Iberian Peninsula (Spain and Portugal), where it occupies areas with subhumid climates within the Supra-, Meso- and Thermo-Mediterranean bioclimatic zones of Rivas-

Martínez's (1981) Bioclimatic Classification System, though it also occupied areas of southern France in the past. Its ancestral species *Microtus brecciensis* was also distributed in the Italian Peninsula and possibly also in the Balkan Peninsula (Vuletic 1953). Iberian populations of *Microtus cabreræ* are under range contraction (Fernández Salvador 2007), and the species is classified as 'near threatened' in the International Union for Conservation of Nature's Red List of Threatened Species.

Microtus cabreræ is a typically Mediterranean species, which is specifically adapted to withstand high summer temperatures. It has the ecophysiological ability to increase its body temperature moderately when ambient temperatures are high, thus reducing its metabolic expense due to thermoregulation under these circumstances (Mathias et al. 2003). However, it is not found in areas with arid Mediterranean climates characterized by long summer droughts, since water scarcity strongly interferes with its reproduction and development (Fernández Salvador et al. 2005). This species occurs mainly at medium altitudes, in brushwood near small streams, in riverside areas with sedges or rushes or in fields of tall grass, and is frequently associated with oak *Quercus* spp. woods (Niethammer et al. 1964, Ayarzagüena & López Martínez 1976, Madureira & Ramalhinho 1981, San Miguel Ayanz 1992, Pita et al. 2006, Santos et al. 2006). *Microtus cabreræ* has a 'K' reproductive strategy (Fernández Salvador et al. 2001), which, together with its strict habitat specialization, makes it extremely sensitive to environmental change. Because of these features, *Microtus cabreræ* is an important ecological indicator when reconstructing past environments in the sites where its fossil remains are found.

We aim to reconstruct the biogeographic history of *Microtus cabreræ* from its fossil record in archaeological and palaeontological sites. Previous research has highlighted changes in the species' distribution over time but was based on few data (Ayarzagüena & López Martínez 1976, Cabrera-Millet et al. 1983, López-Martínez 2009, Garrido-García & Soriguer-Escofet 2012). We used every available record of the species found in the literature, throughout its whole geographic range and from its first appearance to the present, as well as a number of unpublished records from Spanish localities. The records we used extend through France, Portugal, Gibraltar (a British overseas territory) and Spain and allowed us to reconstruct with considerable precision the biogeographic changes undergone by *Microtus cabreræ* during its history. The successive changes that have taken place in the past provide a basis for a better understanding of the species' current geographic retraction, enabling us to establish whether this started recently or is part of a long-term process and to explore and understand the causes of the recent regressive trend of *Microtus cabreræ*.

METHODS

A thorough review of published records of *Microtus cabreræ* in the Late Pleistocene and Holocene of the Iberian Peninsula and southern France was conducted. The papers containing relevant data are extremely varied; many are local publications or monographs dedicated to a particular site and are of limited distribution and thus difficult to

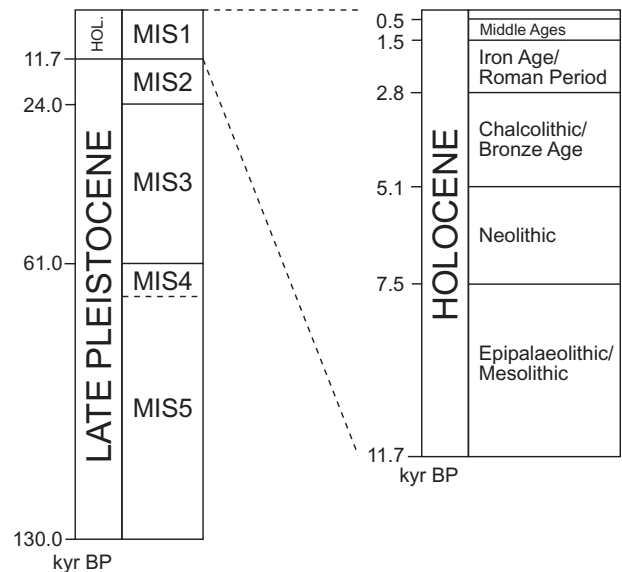


Fig. 1. Chronological intervals used in this review to analyse changes in the geographic distribution of *Microtus cabreræ*. kyr BP = thousand years before present; MIS, Marine Isotope Stage.

obtain. A complete list of publications dealing with fossil records of *Microtus cabreræ* is given in Appendix S1. A total of 134 records of *Microtus cabreræ* from over 100 localities was obtained, 62 of which refer to the Late Pleistocene (Appendix S2) and 72 to the Holocene (Appendix S3). Three unpublished records from Spanish Iberian Holocene sites, from the mesolithic levels of Cueva del Conejar (Cáceres), from the neolithic levels of Cueva de Chaves (Huesca) and from the late Roman site of Valdetorres de Jarama (Madrid) were included. We excluded a few published records that did not provide a sufficiently precise age to be allocated to one of the chronological intervals we used in analysis.

To quantify variations in the geographic distribution of the species through time, two major time intervals comprising the whole of the species' temporal duration were considered: the Late Pleistocene and the Holocene. Within each, secondary subdivisions were defined. For the Late Pleistocene, in which fossil records of the species are less numerous, intervals of longer duration coinciding with Marine Isotope Stages (MIS) 2, 3 and 5-4 were used (MIS5 and 4 were pooled because of the short duration of MIS4). For the Holocene, in which records of *Microtus cabreræ* are abundant, shorter time intervals were defined based on the succession of archaeological cultural complexes (Fig. 1). Though the time intervals differ in duration, the criteria chosen to establish them make it possible to use most published records of *Microtus cabreræ* with the corresponding ages provided in the papers. This was necessary since information concerning the chronology of the sites is widely het-

erogeneous (biochronology is used in palaeontological sites, chronocultural data are used in archaeological sites and chronoclimatic stages or numerical dates obtained through different techniques are used in other sites), and since otherwise it would be impossible to bring together all the available information and build from it a global pattern.

In order to make recent and past distributions of the species easy to compare, the available records were plotted for each time interval using the topographic base of the Atlas of European Mammals (Mitchell-Jones et al. 1999), divided in 50×50 km Universal Transverse Mercator squares. The recent distribution of *Microtus cabreræ* has been updated using the most recent data provided by Rosario and Mathias (2007), Mira et al. (2008) and Pita et al. (2010) for Portugal and by Fernández Salvador (2007), Garrido-García et al. (2008) and Ortuño (2009) for Spain.

LIMITATIONS

Five main factors were found to constrain the spatial and chronological significance of our analysis of the biogeographic evolution of *Microtus cabreræ* derived from the study of its archaeological and palaeontological record by affecting the density of records:

1. The age of the site. The number of localities where *Microtus cabreræ* is recorded is higher in more recent sites than in those with older chronology, to the point that the few available records for the species during the Late Pleistocene hinder the recognition of patterns of variation in its geographic distribution at the very beginning of its evolutionary history. However, this is not the only factor determining the density of records of *Microtus cabreræ* through time (see limitation 4).
2. Regional geology. Over 90% of Pleistocene and Holocene archaeological and palaeontological sites with microvertebrate fossils are located in the karsts of calcareous formations. These rocks outcrop mainly in mountain chains of alpine origin (Pyrenees, Iberian System, Central System, Catalan Coastal Range, Betic Range and the Alps), and as a consequence, the probability of finding fossils of *Microtus cabreræ* outside these environments is considerably lower.
3. Levels of interest in the study of small mammal fossils depending on tradition. In south-eastern France, there is a long tradition of studying Pleistocene and Holocene small mammals, but the amount of available data from Spanish regions is highly variable (see López-García et al. 2011a). This is partly due to variations in research strategies: some researchers have focussed on geographically close sites; other sites have been studied less.
4. Levels of interest in the study of small mammal fossils depending on the chronology of sites. Small mammals are considered a valuable tool for chronological and environmental interpretations in Pleistocene and most Holocene

sites. However, in more recent sites, their value is comparatively lower, since alternative dating methods can provide more precise results (radiocarbon dating, ceramics, etc.) and a wider choice of sources for environmental reconstructions exists. Consequently, in protohistoric and historic sites, less effort is made to obtain small mammal fossils, and fewer data are available.

5. Human modification of environments close to the sites. Human populations are known to have modified natural environments, particularly in historic times. Modifications in the areas surrounding human settlements have driven wild species out and favoured the presence of commensal species. For this reason, data on non-commensal small mammals are particularly scarce in historic periods. All these factors contribute to the uneven spatial and temporal distribution of sites with *Microtus cabreræ* remains and affect the interpretation of our results. Concerning the geographic origin of the data, the regions with a more complete record are located in south-eastern France and eastern and north-eastern Iberia, and to a lesser extent, central and southern Spain. With regards to chronology (Fig. 2), records from the Late Pleistocene are scarce, though a slight increase is observed at the end of this period. During the Holocene, the number of records increases considerably until the Bronze Age; from then onwards, records become extremely rare and are practically restricted to southern France. Since the Roman Period, no records of *Microtus cabreræ* are found in sites where precise dates are available; some are available from southern France (Heim de Balsac 1939, Jeannet 1979, Paunescu & Brunet-Lecomte 2005) and, though lacking any sort of age reference, were considered to be very recent, practically present day, by the authors.

CHANGES IN THE GEOGRAPHIC DISTRIBUTION OF *MICROTUS CABRERÆ* IN THE LATE PLEISTOCENE AND HOLOCENE

Microtus cabreræ probably originated from its ancestor *Microtus brecciensis* during the late Middle Pleistocene. The species differ in morphological and biometric dental features (Ayarzagüenia & López Martínez 1976, Cabrera-Millet et al. 1983, Povoas et al. 1992, Paunescu & Brunet-Lecomte 2005); the conspicuously larger size of the descendant species is one of the most relevant. This feature is particularly evident in Iberian populations in which, during the Middle Pleistocene, the mean length of the first lower molar of *Microtus brecciensis* never exceeds 2.95 mm. The measurement is always over 3.04 mm in Late Pleistocene and Holocene populations of *Microtus cabreræ* (Table 1). The first records of populations displaying larger molars and assigned to *Microtus cabreræ* are found in Middle-Late Pleistocene transition localities of southern France. In localities such as Payre (levels G and F,

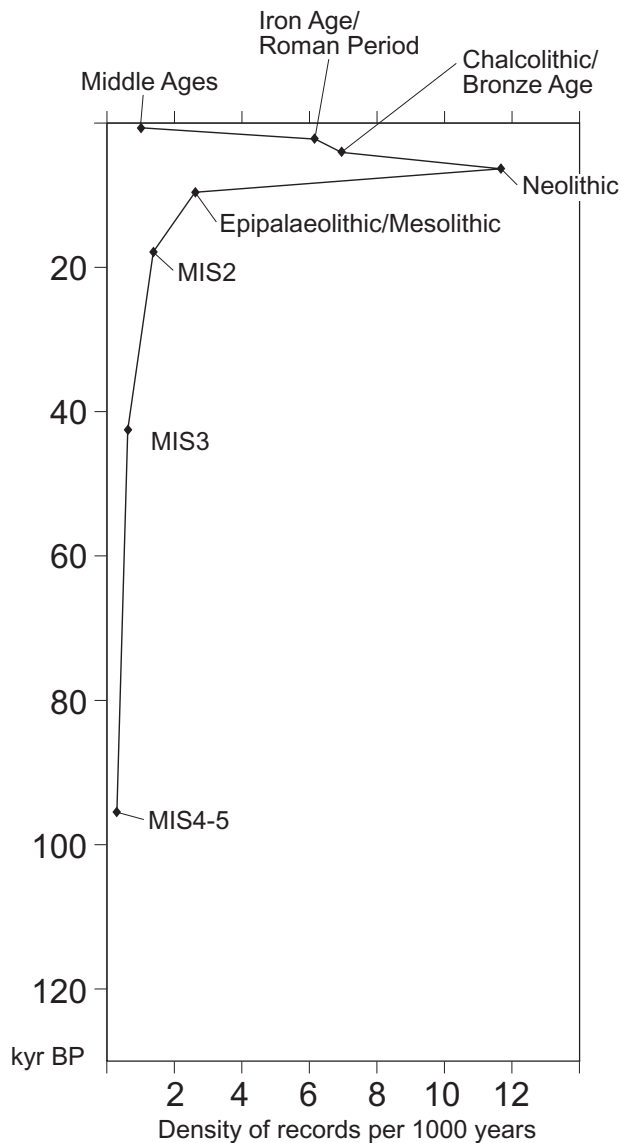


Fig. 2. Variations in the density of records of *Microtus cabreræ* through time, from the Late Pleistocene to the present. Values were obtained dividing the number of available records in each time interval (see Fig. 1) by its duration in thousands of years. kyr BP = thousand years before present; MIS, Marine Isotope Stage.

Desclaux et al. 2008) or Baume Moula-Guercy (levels XIV–XIX, Desclaux & Defleur 1997), representatives of the subgenus *Iberomys* are present, which because of their large size (first lower molar length > 3.10 mm) can be considered to belong to *Microtus cabreræ*, though they were originally identified as *Microtus brecciensis*. Levels F and G of Payre have thermoluminescence dates of 232 ± 15 kyr BP (thousand years before present) and 231 ± 27 kyr BP, respectively, and levels F–G together were dated by Uranium series at 235 ± 18 kyr BP (Falgüères et al. 2008). However, according

to biochronological criteria based on small mammal assemblages, Desclaux et al. (2008) assign these levels to a slightly younger age: either close to or even within the Late Pleistocene (<130 kyr BP). In Baume Moula-Guercy, level XIV is placed in the Eemian (basal Late Pleistocene) on the basis of its climatic correlation according to the small mammal assemblage, and underlying levels XIX–XV are classed as late Middle Pleistocene (MIS6, Defleur et al. 2001). The rare late Middle Pleistocene records of *Iberomys* in the Iberian Peninsula (e.g. Bolomor III; Guillem Calatayud 1995), assigned to *Microtus brecciensis*, are unfortunately not accompanied by adequate data that might help to establish whether this material is *Microtus brecciensis* or *Microtus cabreræ*. The only exception is that of Sala de los Huesos (Hanquet 2011). At this site, the small mammal bearing levels are placed between two stalagmitic plates, which were uranium–thorium dated as 183 ± 14 – 12 kyr BP (bottom) and 117 ± 17 – 14 kyr BP (top), so they belong to the end of the Middle Pleistocene (MIS6) or to the very beginning of the Late Pleistocene (MIS5). The *Iberomys* population from this site displays typical *Microtus brecciensis* size (mean first lower molar length = 2.93 mm) and morphology. Taking into account uncertainties related to the age of the first records of *Microtus cabreræ* in France, if their late Middle Pleistocene age is correct, this should be interpreted as evidence of a French origin for this species. If, on the other hand, they are early Late Pleistocene in age, coinciding with the age of the first Iberian *Microtus cabreræ* records, this would imply a simultaneous origin of the species in France and in the Iberian Peninsula. These proposals contradict previous interpretations (Garrido-García & Soriguer-Escofet 2012) which located the centre of origin of *Microtus cabreræ* in the Iberian Peninsula. Further research focused on obtaining unquestionable and precise dates for the late Middle Pleistocene and early Late Pleistocene Iberian and French sites is needed to clarify the geographical origin of *Microtus cabreræ*.

During the Middle Pleistocene, *Microtus brecciensis* extended throughout the Iberian Peninsula, with the exception of the Cantabrian region and the North Atlantic facade (Ayarzagüena & López Martínez 1976, Cabrera-Millet et al. 1983, López-Martínez 2009), and was found in the southern third of France (Marquet 1993, Jeannet 2000) and in the Italian Peninsula, where records are common (Kotsakis et al. 2003, Sala & Masini 2007, Sala & Locatelli 2009). Occasional records from the Balkans are still to be confirmed (Vuletic 1953).

At the beginning of the evolutionary history of *Microtus cabreræ*, during MIS5-4 and MIS3 (Fig. 3a,b), its distribution coincided with that of *Microtus brecciensis* except in the Italian Peninsula, where Late Pleistocene or Holocene records are unknown. Therefore, *Microtus cabreræ* never occupied the Italian Peninsula. Although Garrido-García and Soriguer-Escofet (2012) consider *Microtus cabreræ* to

Table 1. Length of the first lower molar in the Iberian Pleistocene and Holocene populations of *Iberomys* (only those with five specimens or more are included) and in recent populations of *Microtus cabreræ* from three different localities. Localities from the same time interval have been arranged according to their chronological position whenever possible. A distinct size gap can be observed between the Middle Pleistocene populations assigned to *Microtus brecciensis*, with mean first lower molar lengths of less than 2.95 mm, and the Late Pleistocene and Holocene populations assigned to *Microtus cabreræ*, with mean lengths greater than 3.04 mm.

Time interval	Locality	Length of the first lower molar					Species
		Min	Mean	Max	SD	<i>n</i>	
Recent	Porto Covo (Portugal) ¹	2.81	3.28	3.75	0.21	27	<i>Microtus cabreræ</i>
	Cuenca (Spain) ²	2.96	3.32	3.48	0.16	25	
	Sierra de Cazorla (Spain) ⁵	2.75	3.04	3.35	0.21	8	
Holocene	Valdetorres de Jarama (Spain) ²⁶	2.80	3.13	3.60	0.20	13	
	Cova del Toll (Spain) ¹³	2.96	3.24	3.67	0.17	22	
	Cueva del Coscojar (Spain) ⁶	2.80	3.24	3.76	–	29	
	Cova de les Cendres, Holoc. (Spain) ¹⁸	2.95	3.28	3.70	0.05	13	
Late Pleistocene	Portalón (Spain) ²⁰	3.00	3.10	3.25	0.13	5	
	Gruta do Caldeirão niv. K-E (Portugal) ¹⁵	2.65	3.21	3.55	0.20	20	
	Cova de les Cendres, Gravet. (Spain) ¹⁹	3.11	3.37	3.84	–	16	
	Cueva de las Graderas (Spain) ⁷	2.86	3.25	3.68	–	58	
	Figueira Brava (Portugal) ¹³	2.70	3.09	3.46	0.21	15	
	Devil's Tower (Gibraltar) ¹²	3.13	3.43	3.63	–	9	
	Ibex Cave (Gibraltar) ¹²	3.24	3.48	3.66	–	6	
	Gorham's Cave (Gibraltar) ¹²	3.12	3.42	3.73	–	7	
	Gorham's Cave LBSmcf 2, 9, 11 (Gibraltar) ²⁴	2.79	3.26	3.80	0.24	41	
	Abric Romaní (Spain) ²⁰	3.00	3.35	3.72	0.19	25	
	Boquete de Zafarraya (Spain) ¹⁶	2.81	3.28	3.64	–	93	
	Cova del Gegant (Spain) ¹⁷	3.05	3.31	3.45	0.15	7	
	Gorham's Cave SSLm 2, 6 (Gibraltar) ²⁴	2.86	3.26	3.56	0.18	28	
	Cueva de la Carrihuela lev. VII (Spain) ¹⁴	2.73	3.10	3.51	–	11	
	Preresca (Spain) ²²	2.81	3.10	3.51	–	50	
	Pinilla del Valle (Spain) ⁸	2.61	3.08	3.48	–	7	
Middle Pleistocene	Sala de los Huesos (Spain) ²³	2.56	2.93	3.20	0.22	16	<i>Microtus brecciensis</i>
	Valdocarros (Spain) ²¹	2.67	2.88	3.17	–	17	
	Cueva del Agua (Spain) ⁴	2.60	2.92	3.36	–	90	
	Trinchera Galería (Spain) ¹¹	2.42	2.86	3.26	0.28	9	
	Áridos-1 (Spain) ³	2.32	2.79	3.18	0.24	44	
	TD8 (Spain) ¹¹	2.64	2.82	3.08	–	11	
	Cúllar de Baza-I (Spain) ⁴	2.55	2.94	3.27	–	37	
Early Pleistocene	TD6 (Spain) ¹⁰	2.35	2.69	3.04	0.13	171	<i>Microtus huescarensis</i>
	El Chaparral (Spain) ²⁵	2.56	2.76	2.94	0.16	7	

Means (in bold), ranges (minimum and maximum values), standard deviations (SDs) and samples sizes (*n*) are shown. Data from the following: (1) Engels (1972); (2) Ayarzagüena and López Martínez (1976); (3) López Martínez (1980); (4) Ruiz Bustos et al. (1982); (5) Niethammer (1982); (6) Gil (1985); (7) Gil (1988); (8) Toni & Molero (1990); (9) Gil (1997); (10) Laplana & Cuenca-Bescós (1998); (11) Cuenca-Bescós et al. (1999); (12) Denys (2000); (13) Jeannet (2000); (14) Ruiz Bustos (2000); (15) Povoas et al. (1992); (16) Barroso Ruiz et al. (2006); (17) López-García et al. (2008); (18) Guillem Calatayud (2009); (19) Tormo Cuñat (2010); (20) López-García (2011); (21) Sesé et al. (2011a); (22) Sesé et al. (2011b); (23) Hanquet (2011); (24) Price (2012); (25) López-García et al. (2012); and (26) authors' unpublished data.

have been absent from France during the whole of the Late Pleistocene, this is contradicted by the presence of fossils of this age in the central French Pyrenees (Grotte du Noisetier – Jeannet 2001), the eastern margin of the Aquitaine Basin (Coudoulous II – Cochard 2004), the Rhone Valley (Payre – Desclaux et al. 2008; Baume Moula Guercy – Desclaux & Defleur 1997; and Baume Néron – Jeannet 2000 among others) and the French Mediterranean coast (Grotte du Lazaret – Valensi et al. 2007). In Iberia, records are mainly

from the Mediterranean region and central and southern Spain. Between MIS5 and MIS3, no relevant differences in the extent of the area occupied by the species are observed, though a decrease in the frequency of records occurred in France (seven records in MIS5 and four in MIS3). Any effect of climate cooling during MIS4 on the species' distribution is impossible to establish, due to the short duration of the period and because few records of *Microtus cabreræ* are available from the Late Pleistocene.



Fig. 3. Maps showing the geographic distribution of *Microtus cabreræ* records in each of the chronological intervals used in this paper (see Fig. 1): (a) MIS5-4; (b) MIS3; (c) MIS2; (d) Epipalaeolithic–Mesolithic; (e) Neolithic; (f) Chalcolithic – Bronze Age; (g) Iron Age – Roman period; (h) Middle Ages; and (i) recent. In the lower right corner of each map, *n* indicates the number of Universal Transverse Mercator squares in which *Microtus cabreræ* was recorded. MIS, Marine Isotope Stage.

In MIS2 (Fig. 3c), an important difference in the general distribution of the species is observed compared with its distribution in the early Late Pleistocene. A visible contraction took place: records are practically restricted to the Iberian Peninsula. One record of *Microtus cabreræ* from the end of MIS2 is from southern France, from levels 2–3 of Abri Soubeyras (Chaline in Brochier 1977), found in a Magdalenian-Azilian archaeological context. This biogeographic change is probably related to some environmental constraint such as climate. Bias due to the poor quality of the fossil record in south-eastern France is very unlikely, given the numerous sites with small mammal fossils in this region. The MIS2 was predominantly a cold period, which included the Last Glacial Maximum, during which southern Europe and the Mediterranean suffered extremely low temperatures throughout the year, accompanied by dry conditions (Peyron et al. 1998). This cold climate strongly affected the distribution of many species in Europe, the southern regions becoming a refuge for many that inhabited northern and central Europe (Sommer & Nadachowski 2006). Several sections containing sedimentary sequences with small mammals that belong to this time interval show that the absence of *Microtus cabreræ* coincided with the presence of other species coming from higher latitudes and characteristic of colder climates, such as *Dicrostonyx torquatus*, *Sicista loriger*, *Citellus superciliosus*, *Microtus gregalis* and *Microtus oeconomus*. This is the case, for instance, in Grotte de la Salpêtrière (Brandy 1977), Bois des Brousses and Laroque II (Chaline 1981), and in levels 2 and 3 of Grotte de Salpêtre and levels 8, 9 and 10 of Balma de l'Abeurador (Marquet 1993). This drop in global temperatures affected species specifically adapted to warm climates, such as *Microtus cabreræ*, which shifted their northern populations towards more southern regions and disappeared from their northernmost range with the advancing ice. The presence of *Microtus cabreræ* in the Abri Soubeyras may be interpreted as an early re-colonization of south-eastern France with Iberian populations, which occurred before the end of MIS2, during an episode of climatic improvement, probably the Allerod oscillation (after Brochier 2004). It might alternatively be evidence of the existence of small isolated refuges for the species in south-eastern France, which escaped detection due to the scarcity of palaeontological records in the area. Proof of the existence of such refuges in southern France is found in MIS2 sediments deposited in the marine platform of the Gulf of Lion, which contain pollen of temperate forest species including deciduous *Quercus* (Beaudouin et al. 2007).

No records of *Microtus cabreræ* are associated with the MIS2 in central Iberia. This cannot be considered a consequence of a general lack of small mammal records from this time period, since several sites have abundant and well-represented material not including this species. For

example, in MIS2 sites in the Sistema Central, such as Peña de Estebanvela (Sesé 2006) and Abrigo del Monte (Sevilla et al. 2009), *Microtus cabreræ* is not present, but northern species, such as *Microtus oeconomus*, are part of the assemblages. *Microtus cabreræ* must have become absent from these Spanish localities when the climate became colder and more arid in central Iberia, which allowed the development of open steppe environments (González-Sampériz et al. 2010). As a consequence, the local *Microtus cabreræ* populations were driven either to extinction or towards peripheral areas of their distribution mainly in the south, where the majority of the records of this age are located. The Mediterranean or Atlantic influence in these peripheral areas favoured milder environmental conditions, enabling the survival of the species. This situation is particularly evident during the Last Glacial Maximum, when all records of *Microtus cabreræ* (Gruta do Caldeirão, level H – Povoas et al. 1992; Higuera de la Valleja Cave, levels IV and V – Jennings et al. 2009; Sala de las Chimeneas – Bañuls Cardona et al. 2012; Cueva de los Ojos – Fuentes Jiménez 1989; and Cueva de Nerja – Cortés-Sánchez et al. 2008) are from the southern half of the Iberian Peninsula. The few records of this species in northern Iberia (Cova de l'Arbreda – Alcalde i Gurt 1987; Cova Colomera – López-García et al. 2010a; Cueva de Valdavara I – López-García et al. 2011a; and Portalón – López-García et al. 2010b) are either earlier or mainly later than the Last Glacial Maximum and probably coincided with some of the climatic oscillations towards milder climate, which occurred within the MIS2. In this sense, the sequence in the Cova de l'Arbreda is particularly enlightening (Alcalde i Gurt 1987); *Microtus cabreræ* is absent in all of the lower part of the sedimentary sequence, which represents practically the whole of the MIS2. Only once the post-Solutrean palaeolithic levels are reached does the species appear, where it persists to the top of the sequence with only a few exceptional interruptions.

After the pronounced retraction of *Microtus cabreræ* during the MIS2, the species started to spread again at the beginning of the Holocene through south-eastern France, to the point that the majority of the Epipalaeolithic and Mesolithic records of the species (8 out of 12) come from this region (Fig. 3d). Records from La Grotte de l'Abeurador (Hérault, France) document this process of recolonization of south-eastern France. In this site, *Microtus cabreræ* is not represented in the lowermost levels, of late Upper Palaeolithic and Azilian age, but starts to appear in the Mesolithic levels (Marquet 1987). This circumstance is clearly linked to the global climatic improvement that took place at the beginning of the Holocene and reached its peak at the Holocene Climatic Optimum (c. 9000–5000 yr BP). During this climatic phase, a rapid recovery of temperate forests took place in Europe (Fletcher et al. 2010). In south-eastern France, this period was characterized by the beginning of

the recolonization of the region by deciduous *Quercus*, which is increasingly represented in anthracological and palynological records (Vernet 1997, Heinz & Thiébaud 1998, Brewer et al. 2002). In contrast, records of *Microtus cabreræ* from this period in Iberia are extremely rare and dispersed, probably because records of microvertebrates in general have been collected from only a few sites of this age. The lack of records hampers the reconstruction of changes in the geographic distribution of the species.

Records of *Microtus cabreræ* from the Neolithic are more abundant (Fig. 3e): 28 records of the species were obtained for this time interval, 11 from France (northern slopes of the Pyrenees, margins of the Rhone Valley) and the remainder from Spain, mainly from its eastern half (southern slopes of the Pyrenees, Atlantic and Mediterranean littoral areas and the Sierra de Segura). An isolated record came from central Spain (Cueva de la Ventana, Sánchez et al. 2005) and another from the south (Cueva de El Toro, Watson et al. 2004). This particular pattern in Iberia is probably an artefact of the comparatively longer tradition of studies dealing with small vertebrates in eastern Spain. During the Neolithic, which coincides to a large extent with the Holocene Climatic Optimum, *Microtus cabreræ* reoccupied the area it abandoned during MIS2, regaining a distribution similar to that in the first part of the Late Pleistocene. The frequent records of the species in eastern and north-eastern Iberia and south-eastern France were probably linked to the expansion in these regions of deciduous *Quercus*, evidenced by several pollen sequences (Pla de l'Estany in Burjachs 1994, Capetang in Jalut 1995, and Gulf of Lion in Beaudouin et al. 2005 among others). Thus, the Neolithic seems to be the acme of the evolutionary history of *Microtus cabreræ*, though earlier periods with limited palaeontological records, such as the Eemian in the early Late Pleistocene, may have been favourable for the species.

During the Chalcolithic – Bronze Age (Fig. 3f), the distribution of *Microtus cabreræ* remained similar to that in the previous time interval, although with some slight differences. Like records from the Neolithic, records from this period are concentrated in southern France and in north-eastern Iberia, but isolated records occur in other areas of the Iberian Peninsula: in the south-east (both in coastal and interior areas), in the littoral regions of southern and western Portugal and in north-western Iberia. Again, the lack of records in central Spain is probably caused by the lack of tradition in the study of small vertebrate fauna rather than by the absence of the species. Nevertheless, lower numbers of records are observed than in previous periods. This is partly due to the lower relevance given to small mammal studies in protohistoric contexts, the diminishing interest given to this fauna in younger sites and environmental changes caused by both climate and human activities that ultimately affect the species' distribution.

After the Holocene Climatic Optimum, the climate in the Mediterranean region became drier (Burjachs et al. 2000, Jalut et al. 2000, Pantaleón-Cano et al. 2003, Pérez-Obiol et al. 2011). This increased the human impact on the environment, led to a gradual decrease in the area covered by forests, and resulted in the xerification of landscapes in the Iberian Peninsula and south-eastern France (Heinz & Thiébaud 1998, Fierro Enrique et al. 2011). According to climatic models based on pollen data, the establishment of a dry Mediterranean climate in the Iberian Peninsula started in the south and advanced gradually towards the north during the Holocene (Jalut et al. 2000), so that the recent xeric conditions first appeared in southernmost Iberia. Consequently, habitats potentially favourable for *Microtus cabreræ* gradually retracted and disappeared from the south towards the north. Thus, from this period to the present, no more records of *Microtus cabreræ* are found in southernmost Iberia, where the species was well represented during MIS2-3 (e.g. Gibraltar sites, see López-García et al. 2011b, Price 2012; see Fig. 3).

The decreasing trend intensified during the Iron Age – Roman period (Fig. 3g), when the records of *Microtus cabreræ* become quite rare, and finally during the Middle Ages (Fig. 3h), practically non-existent. Again, the few records are found mainly in France; in Spain, only three isolated records are known, one in the north-east, one in the east and one in central Spain. This scarcity of records in the Iberian Peninsula is mainly because studies of microfauna in archaeological sites of this age onwards are rarely conducted. Additionally, these sites are mostly human settlements with highly anthropized surroundings, where the presence of wild species is hardly to be expected because of competitive displacement by commensal or more tolerant species.

It is striking that *Microtus cabreræ* maintained a relatively important representation in southern France and north-eastern Spain until so late a date, though it is now definitely absent there. This is consistent with a very recent disappearance of the species in the area. The most recent records of *Microtus cabreræ* in France come from levels dated as 1900–2000 yr BP from the city of Lattara (Poitevin et al. 2005) and from medieval levels from Abri de l'Église (Jeannet 1988); other records considered to be subrecent (Heim de Balsac 1939, Jeannet 1979, Paunescu 2001) are lacking precise dates or context to establish their age. In north-eastern Iberia, the youngest record is found in the site of Alorda Park, in levels dated as 2400–2300 yr BP (Valenzuela et al. 2009). All these recent data are evidence of the minimum recent persistence of the species in these areas, indicating that *Microtus cabreræ* was still to be found there at least 2000–1000 years ago.

The reasons for the recent disappearance of *Microtus cabreræ* from south-eastern France and north-eastern

Iberia and from other regions in the Iberian Peninsula such as the Levante littoral region, where it was also found during the Iberian period (Els Estrets-Racó de Rata, Vilafamés and Castellón; Guillem Calatayud 2011), have been debated in the literature. While some authors (e.g. López-Martínez 2003) linked the contraction of the area occupied by *Microtus cabreræ* with the climatic change towards aridification that occurred from the middle Holocene onwards, other authors see the contraction as a consequence of anthropic changes in the environment (mainly the expansion of agriculture; Cabrera-Millet et al. 1983, Garrido-García & Sorriquer-Escofet 2012). In our opinion, it seems likely to be the combined result of both climatic and anthropic factors. As previously pointed out, *Microtus cabreræ* is a markedly specialist vole, adapted to humid Mediterranean environments. As a consequence of the gradual aridification of the climate in the Mediterranean from the middle Holocene to the present, environments sufficiently humid for *Microtus cabreræ* survival have been reduced in their extent and have become more dependent on local factors (existing, for example, in areas with a high phreatic level providing humid conditions throughout the year, or in mountain foothills where rainfall is relatively higher than in surrounding regions). However, many relatively humid areas have been highly modified by human activities, such as continued agriculture and farming, clearing of forests with fires, or wetland draining (Pita et al. 2007, Rosário & Mathias 2007), which have reduced the areas occupied by the species and may ultimately drive it to local extinction. This process is still ongoing and a clear regression takes place in Iberian populations; their range is smaller now than it was a few decades ago (Fernández Salvador 2007). A similar regressive pattern is observed in other small mammals adapted to humid environments. For instance, the lesser white-toothed shrew *Crocidura suaveolens* was found throughout the Levante coast during the Iron Age (Guillem Calatayud 2011) but is no longer found there.

CONCLUSIONS

Because of its particular ecological requirements, *Microtus cabreræ* is extremely sensitive to the environmental changes that have taken place during its evolutionary history and has expanded and contracted its area of distribution accordingly. It has always been of restricted amplitude, extending at its most favourable periods through the southern third part of France, and preferring to occupy the Mediterranean region and the Iberian Peninsula with the exception of its north-western Atlantic strip and the Cantabrian region.

Several factors constrain the extent and precision of studies aimed at reconstructing changes in species' distribution patterns during the Late Pleistocene and Holocene. The

unequal density of information is mainly a consequence of regional geology features (the presence of calcareous substrates with possibilities of karstification) and of the existence of locally biased interest in studies of small mammal fossils. The frequency of records through history also varies irregularly: on one hand, more sites of younger age are available, but on the other, small mammal fossils found in older sites (prehistoric and protohistoric) are more interesting to researchers and so have been documented more. The relatively reduced applicability of small mammals in historic sites may explain the low numbers of published data, which may be further exacerbated by the expected lower representation of wild animals relative to commensal species in human-modified environments.

For all these reasons, the palaeontological and archaeological documentation of *Microtus cabreræ* from a geographical point of view is more complete and robust in south-eastern France, whereas data from the Iberian Peninsula are concentrated in discontinuous areas, mainly in the eastern, southern and central part of Iberia. Data from the west and the remaining interior regions are rare. From a chronological point of view, data increase in number from the earliest Late Pleistocene to the Holocene, are particularly abundant during the Neolithic, and from that moment onwards decrease, becoming practically non-existent in historic times.

According to the available data, the palaeontological and archaeological record of *Microtus cabreræ* shows two distinct retraction events in its geographic range. In the first, which took place during MIS2, *Microtus cabreræ* disappeared from the areas it had previously occupied north of the Pyrenees and in the mountain areas of central Spain, taking refuge in southern Iberia. In the final part of MIS2, a recovery in the species' distribution occurred, shown by a few records in the north of Iberia and southern France. The second retraction event probably started in the middle Holocene and has increased in intensity during the past 2000 years. It is still ongoing, and as a consequence, *Microtus cabreræ* is no longer found in south-eastern France or in north-eastern and southernmost Spain.

The reason for the first retraction event, which took place during MIS2, was clearly the change in climate towards dominant colder and drier conditions. The reason for the second retraction event was a combination of change in climate towards more arid conditions in the Mediterranean and increasing human pressure on natural environments. In the interval between the two retraction events, during the Neolithic, the species reached its highest frequency of records, coinciding with the second half of the Holocene Climatic Optimum. At this time, the prevailing high temperatures and abundant rainfall increased the areas available for the species and led to its acme. It is equally possible that a peak in population density occurred earlier in the species'

evolutionary history because of similar favourable conditions, for instance, during the Eemian (earliest Late Pleistocene), but the scarcity of records from the beginning of the Late Pleistocene does not help to corroborate this hypothesis.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was part of project S2010/BMD-2330, which was funded by the I+D activities program for research groups of the Consejería de Educación of the Community of Madrid. The authors have additional support from projects CGL2012-38358 and UCM-910607. M. A. Galindo-Pellicena allowed us to include her unpublished data about the presence of *Microtus cabreræ* in Chaves Cave.

REFERENCES

- Alcalde i Gurt G (1987) Els rosegadors del paleolític superior de la Cova de l'Arbreda (Serinyà, Catalunya). Significació paleoecològica y paleoclimàtica. *Cypsel* 6: 89–96.
- Ayazzagüena J, López Martínez N (1976) Estudio filogenético y comparativo de *Microtus cabreræ* y *Microtus brecciansis*. *Doñana, Acta Vertebrata* 3: 181–204.
- Bañuls Cardona S, López-García JM, Blain H-A, Canals Salomó A (2012) Climate and landscape during the Last Glacial Maximum in southwestern Iberia: the small-vertebrate association from the Sala de las Chimeneas, Maltravieso, Extremadura. *Comptes Rendus Palevol* 11: 31–40.
- Barroso Ruiz C, Desclaux E, Abbassi M (2006) Les rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Pléistocène supérieur de la Grotte du Boquete de Zafarraya. In: Barroso Ruiz C, de Lumley H (eds) *La Grotte du Boquete de Zafarraya*, 927–977. Consejería de Cultura, Junta de Andalucía, Sevilla, Spain.
- Beaudouin C, Suc J-P, Acherki N, Courtois L, Rabineau M, Aloisi J-C, Sierro FJ, Oberlin C (2005) Palynology of the northwestern Mediterranean shelf (Gulf of Lions): first vegetational record for the last climatic cycle. *Marine and Petroleum Geology* 22: 845–863.
- Beaudouin C, Jouet G, Suc J-P, Bernié S, Escarguel G (2007) Vegetation dynamics in southern France during the last 30 ky BP in the light of marine palynology. *Quaternary Science Reviews* 26: 1037–1054.
- Brandy LD (1977) Les rongeurs de quelques grottes du Würm récent et du Postglaciaire, en Provence et en Languedoc. *Supplément du Bulletin de l'Association Française pour l'Étude du Quaternaire* 47: 347–351.
- Brewer S, Cheddadi R, de Beaulieu JL, Reille M, Data Contributors (2002) The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *Forest Ecology and Management* 156: 27–48.
- Brochier JE (1977) *Évolution des climats et des paysages vauclusiens au cours du Würmien récent et du Postglaciaire*. Paléocologie de l'Homme Fossile 1, Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique, Marseille, France.
- Brochier JE (2004) L'Abri de Soubeyras et les paysages tardiglaciaires dans le bassin du Calavon. In: Buisson-Catil J, Guilcher A, Hussy C, Olive M, Pagni M (eds) *Vaucluse Préhistorique, le Territoire, les Hommes, les Cultures et les Sites*, 102. Éditions Barthélemy, Le Pontet, France.
- Burjachs F (1994) Palynology of the Upper Pleistocene and Holocene of the north-east Iberian Peninsula: Pla de l'Estany (Catalonia). *Historical Biology* 9: 17–33.
- Burjachs F, Febrero A, Rodríguez-Ariza MO, Buxó R, Araus JL, Julià R (2000) Holocene pollen sequences and carbon isotope discrimination of plant remains in Spain: evidence of a progressive increase in aridity. In: Balabanis P, Peter D, Ghazi A, Tsogas M (eds) *Mediterranean Desertification Research Results and Policy Implications*. Proceedings of the International Conference 29 October to 1 November 1996, Crete, Greece. Volume 2, Summary of project results, 11–20. European Commission, Directorate-General Research, Luxembourg.
- Cabrera-Millet M, López-Martínez N, Michaux J (1983) Un exemple de lignée endémique iberoccitane, les campagnols *Microtus brecciansis* et *Microtus cabreræ* (Mammalia, Rodentia): étude phylogénétique et contexte écologique d'un phénomène évolutif récent. In: Buffetaut E, Mazin JM, Salomon E (eds) *Actes du Symposium Paléontologique Georges Cuvier*, 525–538. La Serpente, Montbéliard, France.
- Chaline J (1981) Les Faunes de Rongeurs du Pléistocène Terminal en Languedoc Oriental. *Études Quaternaires Languedociennes*, numéro spécial, Excursion de l'Association Française pour l'Étude du Quaternaire: 29–35.
- Cochard D (2004) *Les Leporidés dans la Subsistance Paléolithique du Sud de la France*. PhD thesis, Université Bordeaux I, Bordeaux, France.
- Cortés-Sánchez M, Morales-Muñiz A, Simón-Vallejo MD, Bergadá-Zapata MM, Delgado-Huertas A, López-García P et al. (2008) Palaeoenvironmental and cultural dynamics of the coast of Málaga (Andalusia, Spain) during the Upper Pleistocene and early Holocene. *Quaternary Science Reviews* 27: 2176–2193.
- Cuenca-Bescós G, Canudo JJ, Laplana C (1999) Análisis bioestratigráfico de los roedores del Pleistoceno Medio del yacimiento de Galería (Sierra de Atapuerca, Burgos). In: Carbonell E, Rosas A, Díez JC (eds) *Atapuerca: Ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería. Arqueología en Castilla y León* 7, 189–210. Junta de Castilla y León, Valladolid, Spain.
- Defleur A, Crégut-Bonnoure É, Desclaux E, Thion M (2001) Présentation paléo-environnementale du remplissage de la Baume Moula-Guercy à Soyons (Ardèche): implications paléoclimatiques et chronologiques. *L'Anthropologie* 105: 369–408.
- Denys C (2000) Small mammals of Ibex Cave: biostratigraphical and palaeoecological remarks. In: Finlayson C, Finlayson G, Fa D (eds) *Gibraltar during the Quaternary: the southernmost*

- part of Europe in the last two million years. *Gibraltar Government Heritage Publications Monographs* 1, 215–225. Gibraltar Government Heritage Division, Gibraltar.
- Desclaux E, Defleur A (1997) Étude préliminaire des micromammifères de La Baume Moula-Guercy à Soyons (Ardèche, France). *Systématique, biostratigraphie et paléoécologie. Quaternaire* 8: 213–223.
- Desclaux E, El Hazzazi N, Villette P, Dubar M (2008) Le contexte environnemental des occupations humaines. L'apport de la microfaune, des restes aviaires et de la malacofaune. In: Moncel M-H (ed.) *Le site de Payre: Occupations Humaines dans la Vallée du Rhône à la fin du Pléistocène Moyen et au début du Pléistocène Supérieur, Mémoires de la Société Préhistorique Française*, 46: 91–105.
- Engels H (1972) Kleinsauger aus Portugal. *Bonner Zoologische Beiträge* 23: 79–86.
- Falguères C, Bahain J-J, Masaoudi H (2008) Datation de restes paléontologiques par combinaison des méthodes de la résonance de spin électronique et des séries de l'uranium (méthode ESR/U-Th combinée). In: Moncel M-H (ed.) *Le Site de Payre: Occupations Humaines dans la Vallée du Rhône à la fin du Pléistocène Moyen et au début du Pléistocène Supérieur, Mémoires de la Société Préhistorique Française*, 46: 110–112.
- Fernández Salvador R (2007) *Microtus cabreræ* Thomas 1906. In: Palomo LJ, Gisbert J, Blanco JC (eds) *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España*, 429–433. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, Spain.
- Fernández Salvador R, García-Perea R, Ventura J (2001) Reproduction and postnatal growth of the Cabrera vole, *Microtus cabreræ*, in captivity. *Canadian Journal of Zoology* 79: 2080–2085.
- Fernández Salvador R, García-Perea R, Ventura J (2005) Effect of climatic fluctuations on body mass of a Mediterranean vole, *Microtus cabreræ*. *Mammalian Biology* 70: 73–83.
- Fierro Enrique E, Munuera Giner M, Fernández Jiménez S, Arribas Herrera A, Carrión García JS (2011) Cambios en el paisaje vegetal de la región andaluza durante el Pleistoceno Superior y Holoceno. *Menga* 2: 15–33.
- Fletcher WJ, Sánchez-Goni MF, Allen JRM, Cheddadi R, Combourieu-Nebout N, Huntley B et al. (2010) Millennial-scale variability during the last glacial in vegetation records from Europe. *Quaternary Science Reviews* 29: 2839–2864.
- Fuentes Jiménez JM (1989) Roedores del yacimiento solutrense 'Cueva de los Ojos' (Cozvíjar, Granada). *Resúmenes de las V Jornadas de Paleontología*, Valencia, Spain.
- Garrido-García JA, Soriguer-Escofet RC (2012) Cabrera's vole *Microtus cabreræ* Thomas, 1906 and the subgenus *Iberomys* during the Quaternary: evolutionary implications and conservation. *Geobios* 45: 437–444.
- Garrido-García JA, Soriguer RC, Pérez-Aranda Serrano D, Pardávil X (2008) A revision of the distribution of Cabrera's vole (*Microtus cabreræ* Thomas 1906) in Andalusia (Southern Spain). *Hystrix* 19: 121–131.
- Gil E (1985) Estudio de los micromamíferos (Rodentia) de la Cueva del Coscojar, Mora de Rubielos, Teruel. *Teruel* 73: 37–58.
- Gil E (1988) Los micromamíferos (Insectivora, Rodentia). In: Liñán E (ed.) *Estudio geológico y paleontológico de la Cueva de las Graderas (Molinos, Teruel). Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza* 3, 31–42. Universidad de Zaragoza, Zaragoza, Spain.
- Gil E (1997) Bioestratigrafía y evolución de *Microtus brecciensis* en los yacimientos del Pleistoceno de Atapuerca (Burgos, España). *Geogaceta* 21: 113–116.
- González-Sampériz P, Leroy SAG, Carrión JS, Fernández S, García-Antón M, Gil-García MJ, Uzquiano P, Valero-Garcés B, Figueiral I (2010) Steppes, savannahs, forests and phytodiversity reservoirs during the Pleistocene in the Iberian Peninsula. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162: 427–457.
- Guillem Calatayud P (1995) Bioestratigrafía de los micromamíferos (Rodentia, Mammalia) del Pleistoceno Medio, Superior y Holoceno del País Valenciano. *Saguntum* 29: 11–18.
- Guillem Calatayud P (2009) Descripción y biometría de las especies de microfauna. In: Bernabeu Aubán J, Molina Balaguer L (eds) *La Cova de Les Cendres. Serie mayor* 6, 280–297. Museo Arqueológico de Alicante, Alicante, Spain.
- Guillem Calatayud P (2011) Els paisatges ramaders en època ibèrica. Una reconstrucció a partir dels micromamífers. *Arqueo Mediterrània* 12: 117–121.
- Hanquet C (2011) *Évolution des Paléoenvironnements et des Paléoclimats au Pléistocène Moyen, en Europe Méridionale, d'après les Faunes de Micromammifères*. PhD thesis, Université Montpellier III-Paul Valéry, France.
- Heim de Balsac H (1939) Le campagnol denté, rarissime relict d'un phylum ibérique se retrouve à l'état subfossile en Languedoc. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* 209: 123–125.
- Heinz C, Thiébaud S (1998) Characterization and palaeoecological significance of archaeological charcoal assemblages during Late and Post-Glacial phases in Southern France. *Quaternary Research* 50: 56–68.
- Jalut G (1995) Analyse pollinique des sédiments holocènes de l'étang de Capestang (Hérault). In: Guilaine J (ed.) *Temps et Espace dans le Bassin de l'Aude du Néolithique à l'Age du Fer*, 293–302. Grands Projets d'Archéologie Métropolitaine, Centre d'Anthropologie, Toulouse, France.
- Jalut G, Esteban Amat A, Bonnet L, Gauquelin T, Fontugne M (2000) Holocene climatic changes in the western Mediterranean, from south-east France to south-east Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 160: 255–290.
- Jeannet M (1979) Les rongeurs et l'environnement au Mont des Espelugues (Lourdes, Hautes-Pyrénées). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 115: 53–64.
- Jeannet M (1988) Les rongeurs des niveaux néolithiques de la grotte de Saint-Marcel (Ardèche). *Ardèche Archéologie* 5: 46.

- Jeannet M (2000) Biométrie et écologie de *Microtus brecciensis* (Mammalia, Rodentia). *Revue de Paléobiologie* 19: 339–357.
- Jeannet M (2001) La microfaune et l'environnement de la grotte du Noisetier à Fréchet (Hautes-Pyrénées). *Bulletin de la Société Préhistorique Ariège-Pyrénées* 61: 83–91.
- Jennings RP, Giles Pacheco F, Barton RNE, Collcutt SN, Gale R, Glead-Owen CP et al. (2009) New dates and palaeoenvironmental evidence for the Middle to Upper Palaeolithic occupation of Higueral de Valleja Cave, southern Spain. *Quaternary Science Reviews* 28: 830–839.
- Kotsakis T, Abbazzi L, Angelone C, Argenti P, Barisone G, Fanfani F, Marcolini F, Masini F (2003) Plio-Pleistocene biogeography of Italian mainland micromammals. *Deinsea* 10: 313–342.
- Laplana C, Cuenca-Bescós G (1998) Precisiones sobre la sistemática de *Iberomys* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) del Pleistoceno Inferior de la Sierra de Atapuerca. *Geogaceta* 24: 183–186.
- López-García JM (2011) *Los micromamíferos del Pleistoceno Superior de la Península Ibérica. Evolución de la diversidad taxonómica y cambios paleoambientales*. Editorial Académica Española, Madrid, Spain.
- López-García JM, Blain H-A, Cuenca-Bescós G, Vaquero M, Alonso S, Alonso C (2008) Primeros datos sobre los microvertebrados (Amphibia, Squamata y Mammalia) del Pleistoceno Superior final-Holoceno de la Cueva de Valdavara-1 (Becerreá, Lugo). In: Ruiz-Omeñaca JJ, Piñuela L, García-Ramos JC (eds) *Libro de resúmenes, XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, 142–143. Museo del Jurásico de Asturias, Colunga, Spain.
- López-García JM, Blain H-A, Allué E, Bañuls S, Bargalló A, Martín P et al. (2010a) First fossil evidence of an 'interglacial refugium' in the Pyrenean region. *Die Naturwissenschaften* 97: 753–761.
- López-García JM, Blain H-A, Cuenca-Bescós G, Ruiz-Zapata MB, Dorado-Valiño M, Gil-García MJ et al. (2010b) Palaeoenvironmental and paleoclimatic reconstruction of the Latest Pleistocene of El Portalón Site, Sierra de Atapuerca, northwestern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 292: 453–464.
- López-García JM, Blain H-A, Cuenca-Bescós G, Alonso C, Alonso S, Vaquero M (2011a) Small vertebrates (Amphibia, Squamata, Mammalia) from the late Pleistocene-Holocene of the Valdavara-1 cave (Galicia, northwestern Spain). *Geobios* 44: 253–269.
- López-García JM, Cuenca-Bescós G, Finlayson C, Brown K, Giles Pacheco F (2011b) Palaeoenvironmental and palaeoclimatic proxies of the Gorham's cave small mammal sequence, Gibraltar, southern Iberia. *Quaternary International* 243: 137–142.
- López-García JM, Cuenca-Bescós G, Blain H-A, Cáceres I, García N, van der Made J, Gutiérrez JM, Santiago A, Giles Pacheco F (2012) Biochronological data inferred from the Early Pleistocene Arvicolinae (Mammalia, Rodentia) of the El Chaparral site (Sierra del Chaparral, Cádiz, Southwestern Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology* 32: 1149–1156.
- López Martínez N (1980) Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera) del sitio de ocupación achelense de Aridos-1 (Arganda, Madrid). In: Santonja M, López Martínez N, Pérez-González A (eds) *Ocupaciones achelenses en el valle del Jarama. Arqueología y Paleoecología* 1, 161–202. Diputación Provincial de Madrid, Madrid, Spain.
- López-Martínez N (2003) La búsqueda del centro de origen en biogeografía histórica. *Graellsia* 59: 503–522.
- López-Martínez N (2009) Time asymmetry in the palaeobiogeographic history of species. *Bulletin de la Société Géologique de France* 180: 45–55.
- Madureira ML, Ramalhinho MG (1981) Notas sobre la distribuição, diagnose e ecologia dos Insectivora e Rodentia Portugueses. *Arquivos do Museu Bocage série A* 1: 165–263.
- Marquet J-C (1987) Les modifications de l'environnement postglaciaire en France méditerranéenne d'après les rongeurs de l'Abeurador et de Font-Juvenal. In: Courtin J-C, Roudil J-L, Vernet J-L (eds) *Premières Communautés Paysannes en Méditerranée Occidentale*, 155–163. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, France.
- Marquet J-C (1993) Paléoenvironnement et chronologie des sites du domaine atlantique français d'âge Pléistocène Moyen et Supérieur d'après l'étude des rongeurs. *Les Cahiers de la Claise*, suppléments 2: 1–345.
- Mathias ML, Klunder M, Santos SM (2003) Metabolism and thermoregulation in the Cabrera vole (Rodentia: *Microtus cabreræ*). *Comparative Biochemistry and Physiology A* 136: 441–446.
- Mira A, Marques CC, Santos SM, Rosario IT, Mathias ML (2008) Environmental determinants of the distribution of the Cabrera vole (*Microtus cabreræ*) in Portugal: implications for conservation. *Mammalian Biology* 73: 102–110.
- Mitchell-Jones AJ, Amori G, Bogdanowicz W, Krystufek B, Reijnders PJH, Spitzenberger F, Stubbe J, Thissen JBM, Vohralik V, Zima J (1999) *The Atlas of European Mammals*. T. and A. D. Poyser Ltd./Societas Europaea Mammalogica, London, UK.
- Niethammer J (1982) *Microtus cabreræ* Thomas, 1906 – Cabreramaus. In: Niethammer J, Krapp F (eds) *Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/1. Nagetiere 2 (Cricetidae, Arvicolidae, Zapodidae, Spalacidae, Hystricidae, Capromyidae)* 2, 340–348. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, Germany.
- Niethammer J, Niethammer G, Abs M (1964) Ein Beitrag zur Kenntnis der Cabreramaus (*Microtus cabreræ* Thomas, 1906). *Bonner Zoologische Beiträge* 15: 127–148.
- Ortuño A (2009) Nuevos datos sobre la distribución del topillo de Cabrera *Microtus cabreræ* Thomas, 1906 en Murcia. *Galemys* 21: 71–72.
- Pantaleón-Cano J, Yll E-I, Pérez-Obiol R, Roure JM (2003) Palynological evidence for vegetational history in semi-arid areas of the western Mediterranean (Almería, Spain). *The Holocene* 13: 109–119.

- Paunescu AC, Brunet-Lecomte P (2005) Analyse odontométrique du sous-genre *Microtus* (*Iberomys*) Chaline, 1972 (Rodentia, Arvicolinae) du sud de la France au Pléistocène moyen et supérieur. *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco* 45: 31–39.
- Paunescu A-C (2001) *Les Rongeurs du Pléistocène Inférieur et Moyen de Trois Grottes du Sud-est de la France* (Vallonet, Caune de l'Arago, Baume Bonne). Implications Systématiques, Biostratigraphiques et Paléoenvironnementales. PhD thesis, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.
- Pérez-Obiol R, Jalut G, Julià R, Pélachs A, Iriarte MJ, Otto T, Hernández-Beloqui B (2011) Mid-Holocene vegetation and climatic history of the Iberian Peninsula. *The Holocene* 21: 75–93.
- Peyron O, Guiot J, Cheddadi R, Tarasov P, Reille M, de Beaulieu J-L, Bottema S, Andrieu V (1998) Climatic reconstruction in Europe for 18000 yr BP from pollen data. *Quaternary Research* 49: 183–196.
- Pita R, Mira A, Beja P (2006) Conserving the Cabrera vole, *Microtus cabreræ*, in intensively used Mediterranean landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 115: 1–5.
- Pita R, Beja P, Mira A (2007) Spatial population structure of the Cabrera vole in Mediterranean farmland: the relative role of patch and matrix effects. *Biological Conservation* 134: 383–392.
- Pita R, Mira A, Beja P (2010) Spatial segregation of two vole species (*Arvicola sapidus* and *Microtus cabreræ*) within habitat patches in a highly fragmented farmland landscape. *European Journal of Wildlife Research* 56: 651–662.
- Poitevin F, Martínez García E, Cassaing J, Sénégas F (2005) Les micromammifères des puits de Lattara. *Lattara* 18: 307–312.
- Povoas L, Zilhao J, Chaline J, Brunet-Lecomte P (1992) La faune de rongeurs du Pléistocène supérieur de la Grotte de Caldeirao (Tomar, Portugal). *Quaternaire* 3: 40–47.
- Price C (2012) The small mammal fauna of Gorham's Cave. In: Barton RNE, Stringer CB, Finlayson JC (eds) *Neanderthals in Context. A Report of the 1995–1998 Excavations at Gorham's and Vanguard Caves, Gibraltar*, 128–140. Oxford University School of Archaeology: Monograph 75. Institute of Archaeology, University of Oxford, Oxford, UK.
- Rivas-Martínez S (1981) Les étages bioclimatiques de la végétation de la Péninsule Ibérique. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 37: 251–268.
- Rosário IT, Mathias ML (2007) Post-fire recolonisation of a montado area by the endangered Cabrera vole (*Microtus cabreræ*). *International Journal of Wildland Fire* 16: 450–457.
- Ruiz Bustos A (2000) *Estudio paleoecológico de los sedimentos con presencia del hombre de Neandertal en la Cueva de la Carrihuela (Píñar, Granada)*. Ayuntamiento de Píñar, Granada, Spain.
- Ruiz Bustos A, Toro Moyano I, Martín Suárez E, Almohalla Gallego M (1982) Procesos evolutivos durante el Cuaternario medio y superior en las poblaciones de pequeños mamíferos del sur de la Península Ibérica. Condiciones climáticas que implican e importancia bioestratigráfica. *Cuadernos de Prehistoria de la Universidad de Granada* 7: 9–35.
- Sala B, Locatelli E (2009) The Plio-Pleistocene access of terrestrial mammals to the Italian Peninsula. In: Fanti F, Spalletta C (eds) *International Conference on Vertebrate Palaeobiogeography and Continental Bridges Across Tethys, Mesogea, and Mediterranean Sea*, Abstract Book, 81–84. Museo Geologico Giovanni Capellini, Bologna, Italia.
- Sala B, Masini F (2007) Late Pliocene and Pleistocene small mammal chronology in the Italian peninsula. *Quaternary International* 160: 4–16.
- San Miguel Ayanz A (1992) *Inventario de la Población Española de Topillo de Cabrera* (*Microtus Cabreræ* Thomas, 1906). Universidad Politécnica de Madrid, ICONA, Madrid, Spain.
- Sánchez A, Jiménez J, Barbadillo LJ, Fraile S, Laplana C, Morales J et al. (2005) Primeros datos faunísticos del Neolítico madrileño: la Cueva de la Ventana (Torrelaguna, Madrid). In: Arias Cabal P, Ontañón R, García-Moncó C (eds) *Actas del III Congreso del Neolítico de la Península Ibérica*, 155–165. Universidad de Cantabria, Santander, Spain.
- Santos SM, Simoes MP, Mathias ML, Mira A (2006) Vegetation analysis in colonies of an endangered rodent, the Cabrera vole (*Microtus cabreræ*), in southern Portugal. *Ecological Research* 21: 197–207.
- Sesé C (2006) Micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera) de la Peña de Estebanvela (Segovia). In: Cacho Quesada C, Ripoll López S, Muñoz Ibáñez FJ (eds) *La Peña de Estebanvela (Estebanvela-Ayllón, Segovia). Grupos Magdalenenses en el Sur del Duero. Arqueología en Castilla y León* 17: 145–166. Junta de Castilla y León Valladolid, Spain.
- Sesé C, Panera J, Rubio-Jara S, Pérez-González A (2011a) Micromamíferos del Pleistoceno medio y Pleistoceno Superior en el Valle del Jarama: yacimientos de Valdocarros y HAT (Madrid, España). *Estudios geológicos* 67: 131–151.
- Sesé C, Rubio-Jara S, Panera J, Pérez-González A (2011b) Micromamíferos del Pleistoceno Superior del yacimiento de PRERESA en el valle del Manzanares y su contribución a la reconstrucción paleoambiental de la cuenca de Madrid durante el Pleistoceno. *Estudios geológicos* 67: 471–494.
- Sevilla P, Laplana C, Blain H-A, Colino F, Rodríguez R, Vega Toscano G (2009) Microvertebrados del nuevo yacimiento del Pleistoceno superior tardío del Abrigo del Monte (El Vellón, Madrid). In: Palmqvist P, Pérez-Claros JA (eds) *Comunicaciones de las XXV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, 263–267. Universidad de Málaga, Málaga, Spain.
- Sommer RS, Nadachowski A (2006) Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mammal Review* 36: 251–265.
- Toni I, Molero G (1990) Los roedores (Rodentia, Mammalia) del yacimiento cuaternario de Pinilla del Valle (Madrid). In: Civis Lovera J, Flores Villarejo JA (eds) *Actas de Paleontología*, 359–373. Universidad de Salamanca, Salamanca, Spain.
- Tormo Cuñat C (2010) Los roedores e insectívoros de los niveles gravetienses de la Cova de les Cendres (Teulada-Moraria,

- Alicante). Implicaciones paleoclimáticas. *Archivo de Prehistoria Levantina* 28: 47–71.
- Valensi P, Bailon S, Michel V, Desclaux E, Rousseau L, Onorardini G, Genty D, Blamart D, de Lumley H (2007) Cadre climatique et environnemental des acheuléens de la grotte du Lazaret, à Nice. Données paléontologiques, biogéochimiques et radiométriques établies sur les faunes de vertébrés et d'invertébrés. *ArchéoSciences, Revue d'Archéométrie* 31: 137–150.
- Valenzuela S, Poitevin F, Cornette R, Bournery A, Nadal J, Vigne J-D (2009) Evolving ecosystems: ecological data from an Iron Age small mammals accumulation at Alorda Park (Catalonia, Spain). *Journal of Archaeological Science* 36: 1248–1255.
- Vernet JL (1997) *L'homme et la Forêt Méditerranéenne de la Préhistoire à nos Jours*. Éditions Errance, Paris, France.
- Vuletic A (1953) Brèche diluviale osseuse à Marjan. *Biljeske* 7: 1–3.
- Watson J, Paz MA, Tusell M, Mañosa M (2004) Análisis arqueofaunístico. Campaña de 1988. In: Martín Socas D, Cámalich Massieu MD, González Quintero P (eds) *La Cueva de El Toro (Sierra de El Torcal-Antequera-Málaga). Un Modelo de Ocupación Ganadera en el Territorio Andaluz Entre el VI y II Milenios A.N.E., Arqueología Monografías* 21, 215–266. Junta de Andalucía, Sevilla, Spain.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found in the online version of this article at the publisher's web-site.

Appendix S1. List of references including fossil records of *Microtus cabreræ* and used in the analysis.

Appendix S2. List of records of *Microtus cabreræ* during the Late Pleistocene, grouped according to the time intervals considered in this review.

Appendix S3. List of records of *Microtus cabreræ* during the Holocene, grouped according to the time intervals considered in this review.

8.3. Discusión de los resultados del artículo de Laplana y Sevilla (2013), y sobre el centro de origen de *Microtus cabreræ* y el patrón evolutivo del subgénero *Iberomys* durante el Pleistoceno Medio.

8.3.1. Introducción

Con posterioridad al artículo de Laplana y Sevilla (2013) se han publicado algunos datos biométricos de poblaciones del subgénero *Iberomys* en la península ibérica (Cuenca-Bescós *et al.*, 2014; Laplana *et al.*, 2015; Sesé *et al.*, 2016), por lo que en la tabla 8.1 se realiza una puesta al día de los datos biométricos disponibles. Se han incluido también los datos de la Cueva del Camino presentados en el anexo I, que sustituyen a los de Toni y Molero (1990) para el yacimiento de Pinilla del Valle (= Cueva del Camino). La muestra estudiada en el anexo I es más extensa y se considera por tanto más representativa que la estudiada por Toni y Molero (1990). Además, se encuentra directamente asociada a algunas de las dataciones disponibles para este yacimiento (90.9 ± 7.8 ka y 91.6 ± 8.1 ka; Arsuaga *et al.*, 2012), mientras que en el caso de la muestra de Toni y Molero (1990), su ubicación con respecto a dichas dataciones es menos precisa. Se incluyen también datos inéditos del material de *M. brecciensis* de la Cueva de Las Grajas, que está siendo estudiado por el autor en la actualidad.

Una de las cuestiones que llama la atención en esta tabla es el salto biométrico que se produce en la longitud del m1 entre las poblaciones del subgénero *Iberomys* de finales del Pleistoceno Medio y de comienzos del Pleistoceno Superior en la península ibérica. Durante el Pleistoceno Medio, los valores medios de este parámetro oscilan entre 2,73-2,94 mm, sin una tendencia clara ni hacia el incremento ni hacia la reducción de la longitud a lo largo del tiempo. Sin embargo, desde comienzos del Pleistoceno Superior, las poblaciones de este subgénero alcanzan siempre valores medios por encima de 3,09 mm. Este hecho supondría, considerando una evolución *in situ* para este ámbito geográfico, que la tasa de cambio para este carácter no habría sido gradual, sino que, tras un largo período de estabilidad en el tamaño de los molares (con algunas oscilaciones) que abarcaría al menos los dos últimos tercios del Pleistoceno Medio, el aumento de talla en el subgénero se habría concentrado coincidiendo con el tránsito Pleistoceno Medio-Superior, para a continuación volver a una etapa de estabilidad con oscilaciones que abarcaría todo el Pleistoceno Superior y hasta la actualidad.

Intervalo temporal	Localidad/Yacimiento	Longitud del primer molar inferior					Especies
		min	m	max	de	n	
Actualidad	Porto Covo (Portugal)	2,81	3,28	3,75	0,21	27	<i>M. cabreræ</i>
	Cuenca (España)	2,96	3,32	3,48	0,16	25	
	Sierra de Cazorla (España)	2,75	3,04	3,35	0,21	8	
Holoceno	Valdetorres de Jarama	2,80	3,13	3,60	0,20	13	
	Cova del Toll	2,96	3,24	3,67	0,17	22	
	Cueva del Coscojar	2,80	3,24	3,76	-	29	
	Cova de les Cendres, Holoc.	2,95	3,28	3,70	0,05	13	
Pleistoceno Superior	Portalón	3,00	3,10	3,25	0,13	5	
	Gruta do Caldeiraro niv. K-E	2,65	3,21	3,55	0,20	20	
	Cova de les Cendres, Gravet.	3,11	3,37	3,84	-	16	
	Cueva de las Graderas	2,86	3,25	3,68	-	58	
	Figueira Brava	2,70	3,09	3,46	0,21	15	
	Devil's Tower	3,13	3,43	3,63	-	9	
	Ibex Cave	3,24	3,48	3,66	-	6	
	Gorham's Cave	3,12	3,42	3,73	-	7	
	Gorham's Cave LBSmcf	2,79	3,26	3,80	0,24	41	
	Abric Romaní	3,00	3,35	3,72	0,19	25	
	Boquete de Zafarraya	2,81	3,28	3,64	-	93	
	Cova del Gegant	3,05	3,31	3,45	0,15	7	
	Gorham's Cave SSLm	2,86	3,26	3,56	0,18	28	
	Cueva de la Carihuela niv. VII	2,73	3,10	3,51	-	11	
	Preresca	2,81	3,10	3,51	-	50	
	Cueva del Camino	2,55	3,18	3,60	0,24	30	
Pleistoceno Medio	Sala de los Huesos	2,56	2,93	3,20	0,22	16	<i>M. brecciansis</i>
	H-02 Butarque	2,57	2,86	3,10	0,14	11	
	Cueva de Las Grajas	2,42	2,73	3,07	0,14	58	
	Valdocarros	2,67	2,88	3,17	-	17	
	Cueva del Agua	2,60	2,92	3,36	-	90	
	Cuesta de la Bajada	2,65	2,91	3,10	-	12	
	Trinchera Galería	2,42	2,86	3,26	0,28	9	
	Áridos-1	2,32	2,79	3,18	0,24	44	
	TD8	2,64	2,82	3,08	-	11	
	Cúllar de Baza-I	2,55	2,94	3,27	-	37	
	TD8a	2,59	2,77	2,99	0,10	14	
Pleistoceno Inferior	TD6	2,35	2,69	3,04	0,13	171	<i>M. huescarensis</i>
	TD5	2,24	2,71	3,07	0,15	85	
	El Chaparral	2,56	2,76	2,94	0,16	7	

Tabla 8.1. Longitud del m1 en las poblaciones ibéricas de Iberomys durante el Pleistoceno y el Holoceno, y en poblaciones actuales de M. cabreræ (solo aquellas que disponen de 5 especímenes o más han sido incluidas). Los yacimientos del mismo intervalo cronológico han sido ordenados de acuerdo con su posición cronológica cuando ha sido posible. Para la procedencia de los datos, ver el trabajo de Laplana y Sevilla (2013) y más arriba en este capítulo.

Esta interpretación puede ser diferente si consideramos la evolución de la longitud del m1 en otros ámbitos geográficos dentro del área de distribución del subgénero *Iberomys* durante el Pleistoceno Medio y Superior. En el sur de Francia, este subgénero cuenta con un registro relativamente abundante durante el Pleistoceno Medio y el tránsito Pleistoceno Medio-Superior. En esta región se observa una tendencia hacia el incremento de la longitud del m1 desde las poblaciones más antiguas (Tabla 8.2), como la Grotte de l'Escaie en Saint-Estève Janson (Chaline, 1972a) o la del conjunto Arago I (Hanquet, 2011), con longitudes medias de 2,89 mm, hasta las poblaciones del Pleistoceno Medio terminal (MIS6), como son las de Pradayrol (Marquet y Séronie-Vivien, 2016), Grotte des Cèdres (Radulescu, 1989) o Le Lazaret (Hanquet *et al.*, 2010), con longitudes medias de 3,06-3,15 mm (ver anexo II para una justificación de las cronologías de los yacimientos franceses incluidos en la tabla 8.2). Estos tamaños se mantienen o se superan en algunos casos en las poblaciones del tránsito Pleistoceno Medio-Superior y las del Pleistoceno Superior, mientras que las del Holoceno son de nuevo ligeramente superiores.

El hecho de que el patrón de variación de la media de la longitud del m1 sea distinto a ambos lados de los Pirineos (patrón oscilante entre unos valores extremos en la península; incremento progresivo a lo largo del tiempo en el sur de Francia, donde se alcanzan valores medios mayores que en la península al final del Pleistoceno Medio) y el salto abrupto observado en la longitud media del m1 en las poblaciones ibéricas coincidiendo con el tránsito Pleistoceno Medio-Superior, sirven de base para replantear algunos aspectos biogeográficos y evolutivos para el subgénero *Iberomys*:

8.3.2. Centro de origen de la especie *M. cabreræ*: ya al final del Pleistoceno Medio, en el MIS6 o incluso antes (al yacimiento de Lunel-Viel, con una población de *M. brecciensis* con una longitud media del m1 de 3,06 mm se le atribuye una edad próxima al final del interglacial Mindel-Riss a partir de la interpretación biocronológica de sus asociaciones de mamíferos en ausencia de dataciones numéricas; Bonifay, 1981; Fosse,

1996) existen en el sur de Francia poblaciones de *Iberomys* con m1 de gran tamaño, propio de la especie *M. cabreræ*, superior al que presentan las poblaciones ibéricas de este intervalo temporal.

Intervalo temporal	Yacimiento	Longitud del primer molar inferior					Especies
		min	m	max	de	n	
Holoceno	Vallonet ⁸	3,03	3,34	3,64	0,21	7	<i>M. cabreræ</i>
	Baume Bonne ⁸	2,98	3,21	3,44	0,12	14	
	Fontbrégoua ⁸	2,86	3,33	3,69	0,18	35	
Pleistoceno Superior	Baume Néron ⁷	2,95	3,18	3,40	0,16	5	<i>M. brecciensis</i>
	L'Hortus ¹	2,98	3,10	3,20	0,09	5	
tránsito Pleist.	Payre ⁹	2,95	3,14	3,39	0,21	7	
Medio/Superior	Baume Moula-Guercy ⁵	-	3,22	-	-	5	
Pleistoceno Medio	Le Lazaret ⁶	2,89	3,15	3,48	0,17	12	
	Grotte des Cèdres ⁴	2,65	3,06	3,50	0,18	60	
	Pradayrol ¹²	2,83	3,06	3,40	0,18	7	
	Lunel-Viel ²	2,76	3,06	3,33	0,16	22	
	Orgnac 3 ¹	2,55	2,97	3,46	0,19	100	
	Balaruc VII ³	2,07	2,95	3,84	0,29	72	
	Arago III ¹⁰	2,57	2,94	3,34	0,16	125	
	Arago I ¹⁰	2,58	2,89	3,18	0,13	47	
	La Carrière ¹¹	2,44	2,83	3,03	0,20	7	
	Saint-Estève Janson ¹	2,51	2,89	3,20	0,17	100	

Tabla 8.2. Longitud del m1 en las poblaciones francesas de *Iberomys* durante el Pleistoceno y el Holoceno (solo aquellas que disponen de 5 especímenes o más han sido incluidas). Los yacimientos del mismo intervalo cronológico han sido ordenados de acuerdo con su posición cronológica cuando ha sido posible. Los datos proceden de: 1) Chaline (1972a), 2) Jeannet (1976), 3) Brugal (1981), 4) Radulescu y Crégut-Bonnoure (1995), 5) Desclaux y Defleur (1997), 6) Abbassi (1999), 7) Jeannet (2000), 8) Paunescu y Brunet-Lecomte (2005), 9) Desclaux et al. (2008), 10) Hanquet (2011), 11) López-García et al. (2016a), 12) Marquet y Séronie-Vivien (2016). Se han mantenido las identificaciones originales de los autores que estudiaron los materiales. La población de L'Hortus fue identificada por Chaline (1972a y b) como *M. dentatus* o *brecciensis*?

Por consiguiente, el tamaño grande de los m1, un rasgo característico de *M. cabreræ*, fue adquirido antes por las poblaciones francesas que por las ibéricas. Teniendo en cuenta la importancia del tamaño de los molares en la distinción de ambas especies, y a falta de un estudio comparativo más detallado entre las poblaciones francesas e ibéricas, este dato apoya la hipótesis de un origen no ibérico, sino occitano, de la especie *M. cabreræ*.

Esta interpretación contrasta con las interpretaciones previas sobre el centro de origen para esta especie. López-Martínez (2009) propuso que *M. cabreræ* se originó simultáneamente en toda el área de distribución de la especie precursora *M. breccensis*. La interpretación de los datos disponibles presentados aquí sugiere que esto no fue así, sino que *M. cabreræ* se originó en una región concreta y restringida dentro del área de distribución de *M. breccensis*. Se invalida en este caso el uso del linaje *Iberomys* como ejemplo de modelo asimétrico en la evolución paleobiogeográfica de las especies propuesto por esta autora (López Martínez, 2009). Garrido-García y Soriguer-Escofet (2012), atendiendo a la localización del registro más antiguo de *M. cabreræ*, que para estos autores se sitúa en la península ibérica, identificaron este ámbito geográfico como centro de origen de la especie. Sin embargo, como se indica en esta Tesis, las poblaciones más antiguas con rasgos característicos de *M. cabreræ* (gran tamaño) se encuentran en el sur de Francia, por lo que el argumento utilizado por los autores citados arriba no sirve para establecer un origen ibérico de la especie. Alasaad *et al.* (2013), a partir de un análisis filogenético sobre datos genéticos de ejemplares actuales, propusieron que el centro de origen de la especie tuvo que estar en el sur de la península, ya que los ejemplares de esta procedencia forman las ramas basales de dicho análisis. En este caso, los resultados pueden estar influenciados por la importante contracción que experimentó el área de distribución de la especie durante el Último Máximo Glacial (LGM), período adverso para el desarrollo de la especie, y que determinó que su distribución quedara limitada a algunos refugios en el sur de la península (Laplana y Sevilla, 2013), donde las condiciones climáticas fueron menos extremas. Fueron estas poblaciones las que posteriormente recolonizaron el resto de la península y el sureste de Francia, por lo que la posición basal de los ejemplares analizados en el trabajo de Alasaad *et al.* (2013) refleja probablemente este hecho (el último antepasado común de todas las poblaciones actuales de *M. cabreræ* procede de los refugios del sur de la península en el LGM) y no aporta información sobre el origen de la especie.

8.3.3. Patrón y proceso evolutivo de *Iberomys* durante el Pleistoceno Medio y Superior: la relación ancestro-descendiente entre *M. breccensis* y *M. cabreræ* ha sido reconocida por numerosos autores (Chaline, 1972a; Ayarzagüena y López-Martínez, 1976; Ruiz-Bustos *et al.*, 1982; Cabrera-Millet *et al.*, 1983; Povoas *et al.*, 1992; Cuenca-Bescós *et al.*, 1999, 2014; Jeannet, 2000; Paunescu y Brunet-Lecomte, 2005; López Martínez,

2009, entre otros). Todos ellos, implícita o explícitamente, consideran este caso como un ejemplo de evolución anagenética, en el que la especie antecesora da lugar a una única especie descendiente, tras lo cual, la primera desaparece o se extingue. En muchos casos, la génesis de *M. cabreræ* a partir de *M. breccensis* ha sido explicada mediante la gradual acumulación (gradualismo filético) de cambios biométricos y/o morfológicos (Ruiz-Bustos *et al.*, 1982; Povoas *et al.*, 1992; Cuenca-Bescós *et al.*, 1999), aunque en algún caso se plantea un modelo puntuacionista, de cambio concentrado en un corto período de tiempo (Cabrera-Millet *et al.*, 1983).

La consideración de las diferentes pautas evolutivas puestas de manifiesto en este trabajo a ambos lados de los Pirineos para la longitud del m1 en el subgénero *Iberomys*, que tienen como resultado que al final del Pleistoceno Medio la península esté habitada por una especie que retiene el carácter primitivo (tamaño pequeño), mientras que en el sur de Francia se haya desarrollado una forma con un carácter derivado (tamaño grande), hacen que debamos considerar la génesis de la especie *M. cabreræ* como un ejemplo de cladogénesis por especiación alopátrica. Esta interpretación supondría que los linajes ibérico y occitano evolucionaron en aislamiento durante al menos el último tercio del Pleistoceno Medio, ya que de otra forma no habría sido posible la divergencia en un carácter como es el tamaño de los molares entre las poblaciones a ambos lados de los Pirineos. Durante este intervalo de tiempo esta cordillera habría actuado como una barrera que impidió o limitó el contacto entre las poblaciones al norte y al sur. Además, las mismas tendencias evolutivas operaron sobre otros aspectos morfológicos de los molares tanto en la península como en la Occitania, dando lugar al ensanchamiento alométrico de los molares y a la reducción de su asimetría (Ayarzagüena y López Martínez, 1976; Paunescu y Brunet-Lecomte, 2005), lo que hasta ahora ha dificultado la apreciación de este patrón evolutivo.

8.3.4. Evolución *in situ* versus reemplazamiento por dispersión para las poblaciones de *Iberomys* ibéricas: Teniendo en cuenta el carácter abrupto de la transición entre las poblaciones ibéricas de molares pequeños (*M. breccensis*) y grandes (*M. cabreræ*), planteamos la hipótesis de que este salto biométrico observado en las poblaciones ibéricas en el tránsito Pleistoceno Medio-Superior puede obedecer al reemplazamiento durante el tránsito Pleistoceno Medio-Superior de las poblaciones ibéricas (de tamaño pequeño) por otras procedentes del sur de Francia (que en este intervalo temporal ya

había alcanzado un tamaño grande). Un argumento similar podría plantearse para explicar los saltos biométricos observados en las poblaciones ibéricas de otros roedores de distribución iberoccitana, como en el caso de la sustitución de *Castillomys crusafonti* por *C. rivas* (Laplana y Blain, 2008).

Consideramos más probable que este reemplazamiento se haya producido en un momento frío por varios motivos. En primer lugar, las dispersiones hacia el sur en el oeste del continente europeo suelen ocurrir en estos contextos climáticos. En segundo lugar, se ha comprobado que *M. cabreræ* redujo considerablemente su área de distribución en el Último Máximo Glacial (Laplana y Sevilla, 2013), por lo que es probable que *M. brecciensis*, su antecesor para el que se han inferido el mismo tipo de preferencias ecológicas, tuviera un comportamiento biogeográfico similar. Si así fuera, la contracción hacia el sur de la distribución de *M. brecciensis* en la península coincidiendo con un momento frío al final del Pleistoceno Medio (MIS6?) habría favorecido la dispersión desde el norte de *M. cabreræ*, una vez que las poblaciones del sur de Francia pudieron atravesar los Pirineos.

8.4. Implicaciones biocronológicas de la evolución biogeográfica de *Microtus cabreræ*

Una de las principales implicaciones biocronológicas derivadas del análisis biogeográfico realizado en el trabajo de Laplana y Sevilla (2013) es poder establecer con cierta precisión la cronología del relevo entre las especies *M. brecciensis* y *M. cabreræ* en la península ibérica. De acuerdo con la síntesis de registros presentada en el trabajo arriba citado, se demuestra que en aquellos yacimientos de los que se dispone de datos biométricos de la longitud del m1, los yacimientos con una cronología dentro del Pleistoceno Medio (salvo los más antiguos, del inicio del Pleistoceno Medio, que registran la presencia de *M. huescarensis*) contienen *M. brecciensis* como representante del linaje *Iberomys*, mientras que los del Pleistoceno Superior incluyen *M. cabreræ*. Este resultado se basa en la consideración de la talla como uno de los principales criterios de discriminación entre ambas especies para las poblaciones ibéricas. En el momento de publicación del trabajo de Laplana y Sevilla (2013), la cita más moderna de *M. brecciensis* se encontraba en el MIS6 (Sala de los Huesos de la Cueva de Maltravieso en Cáceres; Hanquet, 2011), mientras que la más antigua de *M. cabreræ*

correspondía a la Cueva del Camino en Pinilla del Valle (Arsuaga *et al.*, 2012), de la segunda mitad del MIS5. Por consiguiente, el reemplazo entre ambas especies se produjo en un momento próximo al límite Pleistoceno Medio-Superior.

La implicación biocronológica de estas observaciones es que, en ausencia de otro tipo de dataciones, la presencia de alguna de las dos especies del linaje en un yacimiento ibérico serviría para ubicarlo bien dentro del Pleistoceno Medio (*M. brecciensis*) o del Pleistoceno Superior u Holoceno (*M. cabreræ*).

Aunque tanto en la península ibérica como en el sur de Francia existen muchos yacimientos del Pleistoceno Superior en donde se ha identificado *M. brecciensis*, estas identificaciones obedecen en muchos casos a diferencias entre los criterios aplicados en la discriminación de *M. cabreræ* y *M. brecciensis* entre los distintos autores. Ello se debe en parte a la gradualidad de los cambios morfológicos que experimentan las poblaciones de *Iberomys*, que hace difícil establecer límites precisos entre las especies sucesivas. Cuando se dispone de datos biométricos, se comprueba que todas las poblaciones del Pleistoceno Superior ibérico tienen el tamaño grande característico de *M. cabreræ*. En el artículo de Laplana y Sevilla (2013) se demostró que existe una discontinuidad neta (salto de talla) en el registro del subgénero *Iberomys* en la península ibérica. Teniendo en cuenta que la península ibérica es el área principal (mayor extensión, mayor continuidad de registro) de distribución de *M. brecciensis* y *M. cabreræ*, consideramos que el evidente salto biométrico en torno al límite Pleistoceno Medio-Superior puede servir de base para discriminar ambas especies, y este criterio biométrico puede ser extrapolable al resto de su área de distribución. Por consiguiente, según este criterio, las poblaciones francesas de finales del Pleistoceno Medio de tamaño grande deberían ser identificadas como *M. cabreræ*, al igual que todas las del Pleistoceno Superior y del Holoceno. En Italia, la situación sería similar. De acuerdo con López-García *et al.* (2015a), *M. brecciensis* estaría presente en este territorio durante los dos últimos tercios del Pleistoceno Medio y la base del Pleistoceno Superior. En nuestra opinión, el único registro que recogen estos autores de la base del Pleistoceno Superior, procedente de Grotta Paglicci, corresponde en realidad a *M. cabreræ*, y no a *M. brecciensis* como ha sido identificado. Sus grandes dimensiones, fuera del rango de variación de las restantes muestras de *M. brecciensis* italianas

estudiadas por los autores mencionados y características de *M. cabreræ*, nos inducen a incluirlo en esta última especie.

En algunas ocasiones se han planteado aparentes excepciones a este esquema. En el siguiente artículo publicado (Laplana *et al.*, 2015) se aborda el estudio de uno de estos casos. El yacimiento H-02 del estanque de tormentas de Butarque incluye entre las especies de micromamíferos identificadas el topillo *M. brecciensis*. Las dataciones obtenidas por el método de la termoluminiscencia en los sedimentos de la serie estratigráfica en la que se incluye el yacimiento arrojan fechas de $84,6 \pm 12,6$ – $11,2$ ka y $74,9 \pm 10,2$ – $9,2$ ka (Domínguez-Alonso *et al.*, 2009), que sirvieron para ubicar el yacimiento dentro del Pleistoceno Superior (de los Arcos *et al.*, 2011), lo que resulta incompatible con el esquema biocronológico planteado más arriba. En el siguiente artículo se pone en evidencia la discrepancia entre el significado biocronológico de la presencia de *M. brecciensis* y las fechas obtenidas en los sedimentos asociados al yacimiento, y se plantea que, dada la robustez del esquema biocronológico, sin excepciones aparentes allí donde las identificaciones de *M. brecciensis* y *M. cabreræ* están acompañadas por datos biométricos, debe existir algún problema en la interpretación de las dataciones obtenidas, que en este trabajo se consideran estimaciones mínimas de la edad del yacimiento.

8.5. Artículo 3: Laplana, C., Herráez, E., Yravedra Saínz de los Terreros, J., Bárez, S., Rubio-Jara, S., Panera, J., Rus, I., Pérez-González, A. (2015). Biocronología de la Terraza Compleja de Butarque del río Manzanares en el Estanque de Tormentas al sur de Madrid (España). *Estudios Geológicos*, 71 (1): e028.



Biocronología de la Terraza Compleja de Butarque del río Manzanares en el Estanque de Tormentas al sur de Madrid (España)

Biochronology of the Complex Terrace of Butarque of the Manzanares river at the Stormwater Tank in southern Madrid (Spain)

C. Laplana¹, E. Herráez², J. Yravedra Saínz de los Terreros³, S. Báñez⁴, S. Rubio-Jara⁵, J. Panera⁵, I. Rus⁶, A. Pérez-González⁷

¹ Museo Arqueológico Regional de la Comunidad de Madrid, Pza. de las Bernardas s/n, 28801 Alcalá de Henares (Madrid, España). Email: cesar.laplana.conesa@madrid.org

² Geolineal SL, Calle la Mira, 12, 28240 Hoyo de Manzanares, Madrid (España)

³ Departamento de Prehistoria, Universidad Complutense de Madrid, C/ Prof. Aranguren s/n 28040 Madrid (España)

⁴ Departamento de Geodinámica, Universidad Complutense de Madrid, C/ José Antonio Novais 2, 28040 Madrid (España)

⁵ IDEA, Instituto de Evolución en África, Museo de los Orígenes, Pza. de San Andrés 2, 28005 Madrid (España)

⁶ Dirección General de Patrimonio Histórico, Comunidad de Madrid, C/ Arenal 18, 28013 Madrid (España)

⁷ CENIEH, Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana, Paseo de la Sierra de Atapuerca 3, 09002 Burgos (España)

RESUMEN

Con motivo de la construcción en 2006 del Estanque de Tormentas en Villaverde (Madrid) se localizaron dos nuevos yacimientos de vertebrados del Pleistoceno, denominados H-02 y H-03, en depósitos de la Terraza Compleja de Butarque (TCB). Las dataciones realizadas por Termoluminiscencia (TL) situaron al primero de los yacimientos H-02 en el Pleistoceno Superior, al final del MIS 5, mientras que para el yacimiento H-03 se obtuvo una edad más antigua, ya dentro del Pleistoceno Medio (Domínguez-Alonso *et al.*, 2009). En este trabajo se evalúa la concordancia de estas dataciones con la estimación de la edad obtenida a partir de la interpretación biocronológica de las asociaciones de mamíferos fósiles recuperadas en cada uno de los yacimientos. Mientras que para el yacimiento H-03 existe congruencia entre la datación por TL y la estimación de su edad a partir de criterios biocronológicos, que combinadas sitúan al yacimiento en la segunda mitad del Pleistoceno Medio, no ocurre lo mismo en el caso de H-02. En este yacimiento, la presencia de *Microtus brecciensis* señala una edad más antigua que la propuesta por las dataciones de TL, dentro del Pleistoceno Medio. La comparación de algunas características biométricas entre las poblaciones de esta última especie de H-02 y de Áridos 1 permite además precisar que la edad del primero es más reciente que el segundo. Teniendo en cuenta que las dataciones disponibles para Áridos 1 (Panera *et al.*, 2011) sitúan este yacimiento a finales del MIS 11, el yacimiento H-02 tuvo que formarse en el último cuarto del Pleistoceno Medio. Por consiguiente, las dataciones obtenidas por TL para el yacimiento H-02 parecen corresponder con edades mínimas de los sedimentos y no con su edad real.

Palabras clave: Terraza Compleja de Butarque; Biocronología; Pleistoceno Medio; *Microtus (Iberomys) brecciensis*; Región central de la península ibérica.

Recibido el 18 de junio de 2014 / Aceptado el 2 de febrero de 2015 / Publicado online el 13 de mayo de 2015

Citation / Cómo citar este artículo: C. Laplana et al. (2015). Biocronología de la Terraza Compleja de Butarque del río Manzanares en el Estanque de Tormentas al sur de Madrid (España). Estudios Geológicos 71(1): e028. <http://dx.doi.org/10.3989/egol.41808.338>.

Copyright: © 2015 CSIC. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution-Non Commercial (by-nc) Spain 3.0 License.

ABSTRACT

Due to the construction of the Stormwater Tank in Villaverde (Madrid), two new Pleistocene vertebrate bearing sites were discovered within the sediments of the Complex Terrace of Butarque (TCB, in Spanish), called H-02 and H-03. Thermoluminescence (TL) dates placed the first site at the Late Pleistocene, more precisely at the end of the MIS 5. An older age within the Middle Pleistocene was obtained for H-03 (Domínguez-Alonso *et al.*, 2009). In this work, we evaluate the agreement between the TL dates and the estimated ages resulting from the biochronological interpretation of the fossil mammal assemblages recovered in both sites. Whereas for H-03 there is consistency between the TL dating and the age estimated based on biochronological criteria, this is not the case for H-02. At this site, the presence of *Microtus brecciensis* points to an older age than the proposal based on TL, within the Middle Pleistocene. On the other hand, comparison of some biometric features between the H-02 and Áridos 1 populations of the last species allows to establish a younger age for the first site with regard to the second one. Taking into account the available dates for Áridos 1, which placed this site at the end of the MIS 11 (Panera *et al.*, 2011), the age of H-02 must therefore be included in the last quarter of the Middle Pleistocene. In summary, TL dates for the H-02 site and, perhaps, some others obtained for the Stormwater Tank in Villaverde, seem to be minimum estimations of the age of the sediments, and do not represent their real age.

Keywords: Complex Terrace of Butarque; Biochronology; Middle Pleistocene; *Microtus (Iberomys) brecciensis*; Central Iberia.

Introducción

La Terraza Compleja de Butarque (en adelante TCB), define una unidad morfoestratigráfica del valle de río Manzanares, aguas abajo de Madrid, sujeta a procesos de subsidencia sinsedimentaria por disolución de los yesos miocenos infrayacentes que conforman el sustrato (karst subyacente). Se extiende (Fig. 1) desde unos 2 km aguas arriba de la desembocadura del arroyo de Butarque hasta la confluencia del río Manzanares con el río Jarama en la llanura aluvial de Arganda del Rey (Goy *et al.*, 1989).

Los espesores derivados de los fenómenos de karst subyacente en el tramo final del río Manzanares son de decenas de metros (Uribe Larrea, 2008), anómalos si se comparan con las potencias de unos pocos metros de las terrazas escalonadas de aguas arriba, al igual que ocurre en otros valles sujetos a estos procesos en España. En el valle del río Jarama, aguas abajo de Velilla de San Antonio, Pérez-González (1971) describió procesos similares que afectaban a las terrazas del Pleistoceno Medio de +30 m y +20 m, quedando agrupadas en la Terraza Compleja de Arganda (Portero & Pérez-González, 1990; Pérez-González & Uribe Larrea, 2002; y Panera *et al.*, 2011). Asociados a las secuencias sedimentarias de las terrazas complejas de los valles del Manzanares y Jarama existe un gran número de yacimientos arqueo-paleontológicos de edad Pleistoceno Medio o Superior (Santonja *et al.*, 1980; Rus & Vega, 1984; Rubio Jara *et al.*, 2002; Sesé & Soto, 2002a y b; Panera *et al.*, 2005; Panera *et al.*, 2011; Yravedra *et al.*, 2012; y Silva *et al.*, 2012).

Con motivo del vaciado realizado para la construcción del Estanque de Tormentas de Butarque (en adelante ETB) en Villaverde (Fig. 1) en 2006 se excavaron nuevos yacimientos pleistocenos en la TCB, denominados H-02 y H-03 (Fig. 2), en los que se ha recuperado una amplia muestra de industria lítica y de restos de vertebrados (Álvarez Catalán *et al.*, 2009; Arcos Fernández *et al.*, 2008, 2011). Dataciones realizadas mediante termoluminiscencia sobre cuarzo por Quaternary TL Surveys en los sedimentos de ambos yacimientos sitúan al primero (H-02) hacia el final del primer tercio del Pleistoceno Superior, mientras que asignan al segundo (H-03) una edad imprecisa dentro del Pleistoceno Medio (Domínguez Alonso *et al.*, 2009) (Figs. 2 y 3).

En este trabajo se presentan las asociaciones de mamíferos de los yacimientos H-02 y H-03, se analiza el significado cronológico de las mismas, y se valora su concordancia o discordancia con respecto a las dataciones numéricas obtenidas en ellos.

Contexto geológico de los nuevos yacimientos de la TCB en el Estanque de Tormentas de Butarque (ETB)

Los trabajos de construcción del ETB generaron un vaciado de 7 ha de superficie y 30 m de profundidad máxima (Fig. 3). En este hueco y en su talud oeste, de dirección N-S, Domínguez-Alonso *et al.* (2009; Fig. 2) definieron con criterios arqueológicos, de arriba abajo, tres secuencias estratigráficas que denominaron secuencias 1, 2 y 3, más una cuarta basal formada por un residuo kárstico.

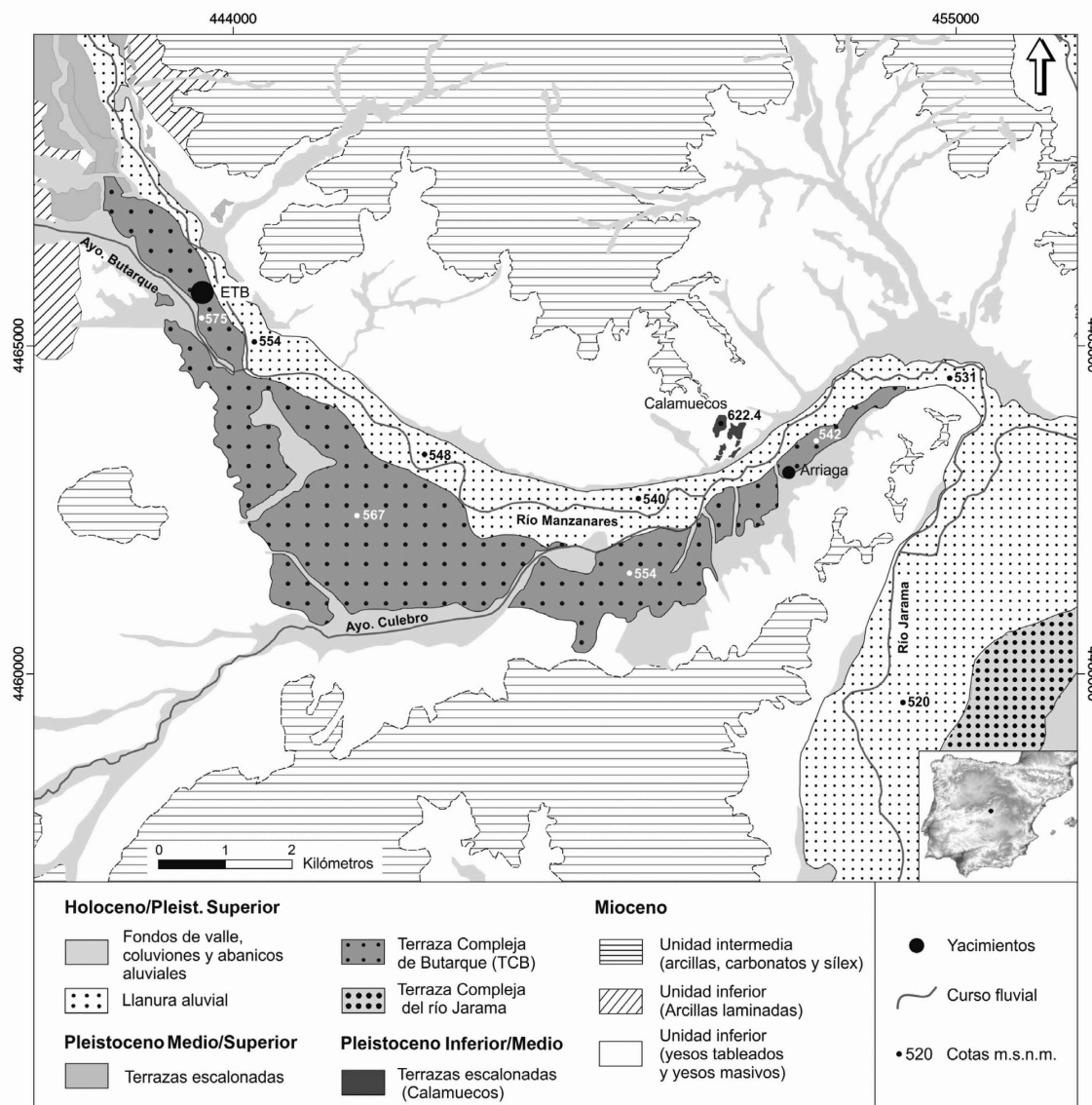


Fig. 1.—La Terraza Compleja de Butarque (TCB) del río Manzanares al sur de Madrid y localización de los yacimientos H-02 y H-03, en el Estanque de Tormentas de Butarque (ETB). En el ángulo inferior derecho, la ubicación de Madrid en la península ibérica.

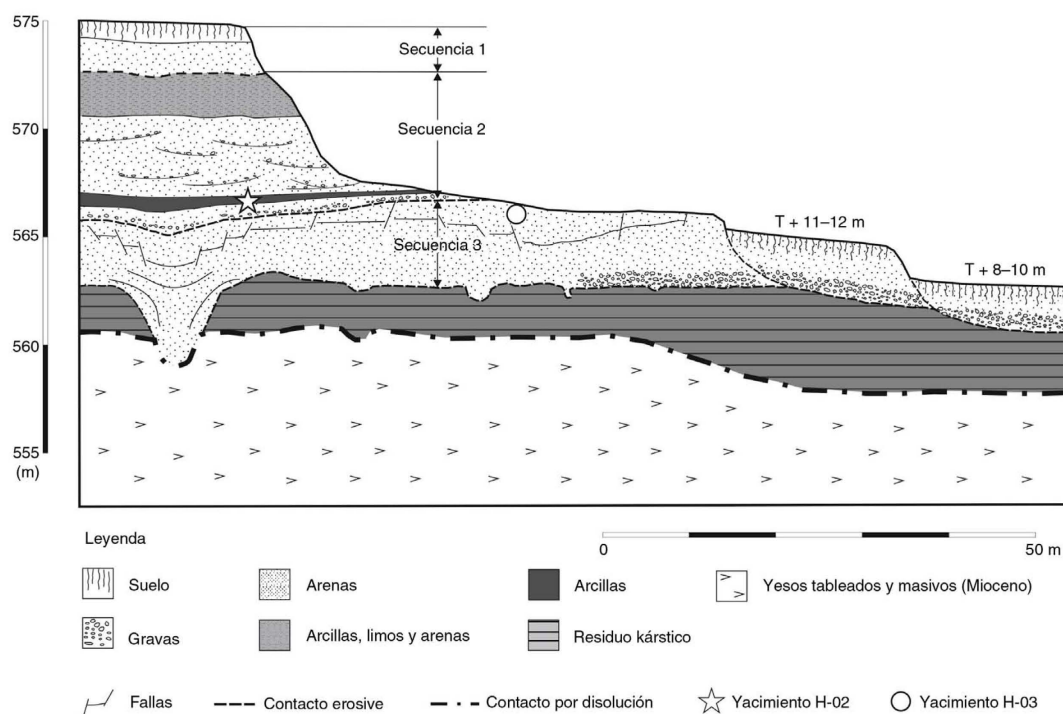
Igualmente figuraron dos terrazas fluviales del río Manzanares a +12 m y +8–10 m, encajadas entre sí, estando la más alta también solapada con las secuencias anteriores de la ETB, que son por lo tanto más antiguas (Fig. 2).

La secuencia basal 4 está constituida por un residuo de facies limo-arcillosa con intercalaciones de arenas micáceas, de estructura bandeada con concreciones de carbonato y cristalizaciones de yeso secundario, que es el resultado de los procesos de disolución *in situ* de los yesos infrayacentes miocenos, de edad Pleistoceno según Uribe Larrea (2008).

El resto de las secuencias sedimentarias están estructuradas por numerosos ciclos fluviales granodecrecientes de gravas y arenas de facies canalizadas que finalizan con términos de limos y arcillas-arenosas de llanura de inundación.

Durante la construcción del ETB se excavaron dos yacimientos arqueopaleontológicos pleistocenos: H-02 y H-03.

El yacimiento H-02 se localiza cerca de la base de la secuencia 2 (Domínguez-Alonso *et al.*, 2009; Fig. 2). De acuerdo con De los Arcos *et al.* (2008) y Álvarez-Catalán *et al.* (2009), los restos



paleontológicos proceden de un paquete de limos arenosos de 1 m de potencia y de otro de arcillas de 0,5 m de espesor situado inmediatamente



Fig. 3.—Trabajos de vaciado del Estanque de Tormentas de Butarque (ETB) durante los años 2006-2007, y excavaciones arqueológicas en las secuencias 2 y 3 de Domínguez Alonso *et al.* (2009; Fig. 2). En primer término el yacimiento H-02, situado en la secuencia 2.

por encima del anterior, ambos intercalados entre depósitos de arenas y gravas (Fig. 3). Estos niveles de limos y arcillas de llanura de inundación han sido muestreados en distintos puntos, y como resultado se ha obtenido un conjunto amplio de restos de macro y microvertebrados, así como de industria lítica. Dos dataciones por TL del yacimiento H-02 arrojaron valores de 84,6+12,6/-11,2 ka y 74,9+10,2/-9,2 ka (Domínguez Alonso *et al.*, 2009; Fig. 3).

El yacimiento H-03 se encuentra a techo de la secuencia 3 en este sector de la TCB. Los restos paleontológicos proceden de unos niveles de limos verdosos con pequeños lentejones de arcillas de tono verde oscuro que representan facies canalizadas someras de baja energía. Estos niveles han sido igualmente muestreados en distintos puntos, lo que ha permitido obtener un reducido conjunto de restos de microvertebrados y otro, más amplio, de grandes mamíferos. Una muestra arenosa de la secuencia 3, donde se sitúa este yacimiento, ha

proporcionado una edad por TL de >125 ka BP (Domínguez Alonso *et al.*, 2009).

Por otra parte, hay que señalar que Domínguez-Alonso *et al.* (2009; Figs. 2 y 3) asignan una cronología por TL de $56,8 \pm 4$ ka para el techo de la secuencia 2, sobre la que se dispone la secuencia 1 de arenas y arcillas fluviales de origen no determinado por los citados autores, con ocupaciones en su parte superior neolíticas, de la edad del bronce, hierro y alto medieval. Su edad comprendería probablemente desde el Pleistoceno Superior final hasta el Holoceno.

Mamíferos de los yacimientos H-02 y H-03

Los listados de las especies de mamíferos identificadas en los nuevos yacimientos del ETB se encuentran en la Tabla 1. Como se aprecia en dicha tabla, ambos yacimientos tienen en común un amplio conjunto de taxones. La descripción detallada de los materiales correspondientes a estas especies será motivo de una serie de trabajos posteriores, cuando finalice el proceso de preparación para su estudio, sobre todo de los restos de grandes mamíferos. Todos los materiales se encuentran depositados en el Museo Arqueológico Regional de la Comunidad de Madrid. A continuación se señalan brevemente algunos aspectos relativos a las diferencias entre las asociaciones de los dos yacimientos y, cuando es necesario, se realizan algunas puntualizaciones sobre la identificación de las especies.

Entre los mamíferos de talla grande, son elementos comunes a los dos yacimientos las especies *Stephanorhinus* sp., *Equus ferus*, *Equus hydruntinus*, *Bos primigenius* y *Cervus elaphus*. H-02 cuenta además con restos de *Canis lupus*, *Sus scrofa* y *Bison priscus*. En el caso de los grandes bóvidos, la distinción entre *Bison* y *Bos* resulta frecuentemente problemática si no se dispone de los elementos diagnósticos. En H-02 estos bóvidos están representados por mandíbulas con la dentición completa y por metatarsos, lo que ha permitido confirmar la presencia de ambos géneros. A estas especies hay que añadir varios fragmentos de cráneo, un premaxilar, un metapodio y una defensa de proboscídeo. En algunos trabajos previos (Álvarez-Lao & García, 2010, 2012; Álvarez-Lao, 2014) se señala a partir de este material la presencia en H-02 de *Mammuthus*

Tabla 1.—Mamíferos de los yacimientos H-02 y en H-03 del Estanque de Tormentas de Butarque (ETB). Las identificaciones de las especies de grandes mamíferos han sido realizadas por José Yravedra, salvo en el caso del proboscídeo, que procede de Ros Montoya (2010). Las identificaciones de los mamíferos de pequeña talla han sido realizadas por Esther Herráez y César Laplana

	H-02	H-03
Orden ERINACEOMORPHA		
<i>Erinaceus</i> sp.	X	—
Orden SORICOMORPHA		
<i>Crocidura</i> cf. <i>C. russula</i>	cf.	—
Orden RODENTIA		
<i>Eliomys quercinus</i>	X	—
<i>Allocrietetus bursae</i>	X	—
<i>Arvicola</i> cf. <i>A. sapidus</i>	cf.	sp.
<i>Microtus arvalis</i>	X	—
<i>Microtus brecciensis</i>	X	—
<i>Microtus</i> sp.	—	X
<i>Apodemus</i> sp. gr. <i>A. sylvaticus</i> - <i>A. flavicollis</i>	X	X
Orden LAGOMORPHA		
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	X	X
<i>Lepus</i> sp.	X	—
Orden CARNIVORA		
<i>Canis lupus</i>	X	—
Orden PROBOSCIDEA		
<i>Palaeoloxodon antiquus</i>	X	—
Orden PERISSODACTYLA		
<i>Stephanorhinus</i> sp.	X	X
<i>Equus ferus</i>	X	X
<i>Equus hydruntinus</i>	X	X
Orden ARTIODACTYLA		
<i>Sus scrofa</i>	X	—
<i>Cervus elaphus</i>	X	X
<i>Bos primigenius</i>	X	X
<i>Bison priscus</i>	X	—

primigenius. Sin embargo, el análisis de las líneas y ángulos de Schreger del esmalte de la defensa conservada (Fig. 4), según el método propuesto por Espinoza & Mann (1993) realizado por Ros Montoya (2010), lo identifica como *Palaeoloxodon antiquus*. Por ello, en este trabajo se considera que la especie de proboscídeo presente en H-02 es *P. antiquus* y no *M. primigenius*.

A pesar de que la preservación de los huesos no es buena, en H-03 se han observado algunas marcas de corte sobre los huesos de ciervo, caballo y uro, que indicarían algunos episodios de intervención



Fig. 4.—Estratigrafía del frente este del vaciado del Estanque de Tormentas de Butarque. En la parte inferior los yesos tableados y masivos miocenos y a su techo el residuo kárstico *in situ* por disolución de los yesos infrayacentes (edad Pleistoceno Medio, Uribe Larrea, 2008). En posición superior el muro arenoso de la secuencia 3 depositada por el río Manzanares, contiene a su techo el yacimiento H-03 de Domínguez-Alonso *et al.* (2009, Fig. 2).

humana sobre la fauna (Yravedra, 2006). No se aprecia sobre los restos de fauna de tamaño grande o pequeño ninguna evidencia (p. e., diferencias en la coloración entre elementos de distintas especies, pulimentos o abrasiones que indiquen transporte de los materiales, ...) que sustente la existencia de fenómenos de mezcla de materiales de distintas cronologías.

Todas las especies de grandes mamíferos identificadas en los yacimientos del ETB son frecuentes en las terrazas del Manzanares y del Jarama (Sesé & Soto, 2002a y b).

Respecto al registro de micromamíferos, este es mucho más abundante en H-02 que en H-03, debido en parte al diferente volumen de sedimento procesado. Los restos de micromamíferos proceden de muestras tomadas en distintos puntos de cada uno de los yacimientos, lavadas con una pila de tamices superpuestos de luces de malla decrecientes, la menor de las cuales es de 0,5 mm. La asociación de H-02 se obtuvo del lavado de 8250 kgr de sedimento. Inicialmente, Herráez Igualador & Álvarez Catalán (2007) identificaron en este yacimiento las siguientes especies de micromamíferos: *Crociodura* cf. *C. russula*, *Allocrietus bursae*, *Arvicola* aff. *A. sapidus*, *Microtus brecciensis*, *Apodemus sylvaticus*, *Eliomys quercinus*, *Oryctolagus* cf. *O. cuniculus*. Más tarde, Arcos Fernández *et al.* (2008) añadieron

Erinaceus sp. al listado de micromamíferos del yacimiento. La revisión de la colección de micromamíferos de H-02 realizada en este trabajo ha supuesto la adición de algunos taxones a los listados propuestos anteriormente (*Microtus arvalis*, *Lepus* sp.) así como la modificación de algunas de las identificaciones previas (ver Tabla 2). En H-03, se procesaron 1080 kgr de sedimento, y las especies identificadas son *Arvicola* sp., *Microtus* sp., *Apodemus* sp. gr. *A. sylvaticus*-*A. flavicollis* y *Oryctolagus cuniculus* (Herráez Igualador & Álvarez Catalán, 2007).

Significado biocronológico de las asociaciones de mamíferos de los yacimientos H-02 y H-03 del ETB

La asociación del yacimiento H-03 está constituida por un reducido número de taxones de grandes y pequeños mamíferos, lo que limita las precisiones cronológicas que pueden ser obtenidas a partir de la misma. Todas ellas se encuentran presentes tanto en los yacimientos de la segunda mitad del Pleistoceno Medio como del Pleistoceno Superior de las terrazas del Manzanares y del Jarama (Sesé & Soto, 2002a y b). Por lo tanto, la edad que se puede proponer para H-03 a partir de su listado faunístico estaría entre el inicio de la segunda mitad del Pleistoceno Medio y el final del Pleistoceno Superior.

El yacimiento H-02 cuenta con una asociación más rica en número de especies, algunas de las cuales son muy significativas desde el punto de vista biocronológico y permiten acotar más precisamente su edad.

El elemento que proporciona más información sobre la cronología de este yacimiento es *Microtus brecciensis*, ya que la evolución a lo largo del Pleistoceno del subgénero *Iberomys* al que pertenece ha sido estudiada por distintos autores (Ayarzagüena & López-Martínez, 1976; Cabrera-Millet *et al.*, 1982; Cuenca-Bescós & Laplana, 1995; Paunescu & Brunet-Lecomte, 2005, entre otros). Esta especie es además la más abundante en número de restos en H-02, mientras que la escasez de restos de las demás especies impone limitaciones a la interpretación biocronológica de sus características morfológicas y biométricas.

Durante el Pleistoceno Medio, el subgénero *Iberomys* se encuentra representado por la especie *M. brecciensis*, antecesora de la especie actual

Tabla 2.—Longitud del primer molar inferior (con indicación de los valores mínimo, medio y máximo, la desviación estándar de la muestra y el número de elementos) de las poblaciones ibéricas del subgénero *Iberomys* durante el Pleistoceno y Holoceno (solo se han incluido aquellas con más de 10 ejemplares) y de dos poblaciones actuales de *M. cabreræ*. Datos procedentes de: 1) Engels (1972); 2) Ayarzagüena & López Martínez (1976); 3) López Martínez (1980); 4) Ruiz Bustos *et al.* (1982); 5) Gil (1985); 6) Gil (1988); 7) Povoas *et al.* (1992); 8) Gil (1997); 9) Laplana & Cuenca-Bescós (1998); 10) Jeannet (2000); 11) Ruiz Bustos (2000); 12) Barroso Ruiz *et al.* (2006); 13) Guillem Calatayud (2009); 14) Tormo Cuñat (2010); 15) López-García (2011); 16) Sesé *et al.* (2011a); 17) Sesé *et al.* (2011b); 18) Hanquet (2011); 19) Price (2012); 20) Laplana & Sevilla (2013); 21) Cuenca-Bescós *et al.* (2014); 22) este trabajo. Dentro de cada intervalo temporal, los yacimientos han sido ordenados cronológicamente cuando ha sido posible. Se aprecia con claridad el salto biométrico entre las poblaciones del Pleistoceno Medio asignadas a *M. brecciensis*, con longitudes medias inferiores a 2,95 mm, y las del Pleistoceno Superior y Holoceno, pertenecientes a *M. cabreræ*, con longitudes medias superiores a 3,05 mm

Intervalo temporal	Localidad/Yacimiento	Longitud del primer molar inferior					Especies
		min	m.	max	d.e.	n	
Actualidad	Porto Covo (Portugal) ¹	2,81	3,28	3,75	0,21	27	<i>M. cabreræ</i>
	Cuenca (España) ²	2,96	3,32	3,48	0,16	25	
Holoceno	Valdetorres de Jarama ²⁰	2,80	3,13	3,60	0,20	13	<i>M. cabreræ</i>
	Cova del Toll ¹⁰	2,96	3,24	3,67	0,17	22	
	Cueva del Coscojar ⁵	2,80	3,24	3,76	—	29	
	Cova de les Cendres, Holoc. ¹³	2,95	3,28	3,70	0,05	13	
	Gruta do Caldeirão niv. K-E ⁷	2,65	3,21	3,55	0,20	20	
Pleistoceno Superior	Cova de les Cendres, Gravet. ¹⁴	3,11	3,37	3,84	—	16	<i>M. cabreræ</i>
	Cueva de las Graderas ⁶	2,86	3,25	3,68	—	58	
	Figueira Brava ¹⁰	2,70	3,09	3,46	0,21	15	
	Gorham's Cave LBSmcf ¹⁹	2,79	3,26	3,80	0,24	41	
	Abric Romani ¹⁵	3,00	3,35	3,72	0,19	25	
	Boquete de Zafarraya ¹²	2,81	3,28	3,64	—	93	
	Gorham's Cave SSLm ¹⁹	2,86	3,26	3,56	0,18	28	
	Cueva de la Carihuela niv. VII ¹¹	2,73	3,10	3,51	—	11	
	Preresá ¹⁷	2,81	3,10	3,51	—	50	
	Sala de los Huesos ¹⁸	2,56	2,93	3,20	0,22	16	
	H-02 Butarque²²	2,57	2,86	3,10	0,14	11	
Pleistoceno Medio	Valdocarros ¹⁶	2,67	2,88	3,17	—	17	<i>M. brecciensis</i>
	Cueva del Agua ⁴	2,60	2,92	3,36	—	90	
	Áridos-1 ³	2,32	2,79	3,18	0,24	44	
	TD8 ⁸	2,64	2,82	3,08	—	11	
	Cúllar de Baza-I ⁴	2,55	2,94	3,27	—	37	
	TD8a ²¹	2,59	2,77	2,99	0,10	14	
	TD6 ⁹	2,35	2,69	3,04	0,13	171	
Pleistoceno Inferior	TD5 ²¹	2,24	2,71	3,07	0,15	85	<i>M. hiescarenensis</i>

M. cabreræ. De acuerdo con los autores citados más arriba, las diferencias entre ambas especies consisten en el menor tamaño de la dentición de la especie más antigua, así como una serie de aspectos morfológicos entre los que destacan la mayor asimetría transversal, menor anchura relativa y menor proporción de ejemplares con BRA4 de los m1, y la mayor confluencia de los triángulos en el m3 en *M. brecciensis* comparado con *M. cabreræ*. En relación a la cronología de la transición entre ambas especies, Laplana & Sevilla

(2013) realizan un análisis de los datos biométricos publicados y concluyen que en la península ibérica todas las poblaciones del Pleistoceno Medio tienen una talla pequeña propia de *M. brecciensis* (longitud media del m1 <2,95 mm), mientras que todas las del Pleistoceno Superior y Holoceno tienen una talla mayor (longitud media del m1 >3,05 mm), similar a la de *M. cabreræ* actual (Tabla 2). En ocasiones, algunas de las poblaciones del Pleistoceno Superior y del Holoceno han sido identificadas como *M. brecciensis*,

incluso recientemente (Cova del Dalt, Olària *et al.*, 2005 y Gusi *et al.*, 2013; Cueva de Aguilón P-7, Cuenca-Bescós *et al.*, 2010a). Sin embargo, a partir del criterio biométrico señalado más arriba así como por sus características morfológicas, en nuestra opinión se deben incluir dentro de la variabilidad de *M. cabreræ*.

En la península ibérica, el registro más moderno de *M. brecciensis* es, probablemente, el de la Sala de los Huesos en la Cueva de Maltravieso, datado dentro del MIS 6 o, con menos probabilidad, al comienzo del MIS 5 (Hanquet, 2011). Por otro lado, los registros más antiguos de *M. cabreræ* son los yacimientos de la Cueva del Camino (= Pinilla del Valle; Toni y Molero, 1990; Laplana *et al.*, 2013), PRERESA (Sesé *et al.*, 2011b) y los del nivel VII de la Cueva de la Carihuela (Ruiz Bustos, 2000), de finales del MIS 5. A estos yacimientos habría que añadir también Arriaga I. Aunque López Martínez (en Gamazo, 1982) identificó en este yacimiento la especie *M. brecciensis*, la elevada longitud de los primeros molares inferiores (m1) atribuidos a esta especie (longitud media del m1 = 3,22 mm de acuerdo con Sesé & López Martínez, 2013), fuera del rango de variación de las poblaciones de esta especie de los yacimientos de las terrazas del Jarama y Manzanares y similar a los valores medios en las poblaciones de *M. cabreræ* actuales y del Pleistoceno Superior (ver Laplana & Sevilla, 2013) es, en nuestra opinión, indicativa de su pertenencia a *M. cabreræ* en lugar de *M. brecciensis*. Recientemente, este yacimiento ha sido datado por TL en la parte final del Pleistoceno Medio (133-134 ka, son edades mínimas) por Silva *et al.* (2013). Conviene señalar que, en ausencia de esta datación, la presencia de *M. cabreræ* en Arriaga I situaría este yacimiento con más probabilidad en el Pleistoceno Superior, ante la ausencia de registro ibérico de esta especie en el Pleistoceno Medio. Sin embargo, la existencia de un vacío de datos biométricos del linaje *Iberomys* al final del Pleistoceno Medio y al principio del Superior no permite descartar una edad terminal dentro del Pleistoceno Medio para este yacimiento. Si se acepta la edad Pleistoceno Medio para el yacimiento de Arriaga I, este yacimiento contendría el registro más antiguo de *M. cabreræ* en la península ibérica. En resumen, el salto biométrico entre las poblaciones de pequeña talla correspondientes a *M. brecciensis* y el de aquellas otras de

talla mayor asignadas a *M. cabreræ* en la península ibérica se produce en torno al tránsito Pleistoceno Medio-Superior.

La población del yacimiento H-02 del Estanque de Tormentas de Butarque, aunque solo cuenta con 11 m1 completos, se caracteriza por el pequeño tamaño de los mismos (longitud media del m1 = 2,86 mm; Tabla 2) y por sus terceros molares inferiores (m3) con los triángulos confluentes (Fig. 6), caracteres propios de *M. brecciensis*. Comparada con la población de Áridos 1 (Tabla 3), los m1 de H-02 presentan una anchura relativamente mayor y una asimetría menor, lo que confiere a esta última un carácter más evolucionado. Un conjunto de dataciones por racemización de aminoácidos (AAR) procedentes de la secuencia fluvial de Arganda I en la que se encuentra el yacimiento de Áridos 1 han dado fechas entre aprox. 300-400 ka, con solapamiento de dataciones en el intervalo en torno al final del MIS 11 (entre 335 y 370 ka; Panera *et al.*, 2011). Tomando estas dataciones por AAR como referencia, y teniendo en cuenta el carácter más evolucionado de la población de *M. brecciensis* de H-02 respecto de la de Áridos 1, la edad de H-02 se situaría en el último cuarto del Pleistoceno Medio (130-300 ka).

Esta interpretación cronológica se encuentra apoyada también por la presencia en este yacimiento de *M. arvalis*. Esta especie está ausente en los yacimientos de las terrazas del Jarama y Manzanares que



Fig. 5.—Defensa de *Palaeoloxodon antiquus*, de 3,80 m de longitud. Yacimiento H-02 en la base de la secuencia 2 (Domínguez-Alonso *et al.*, 2009, Fig. 2) del Estanque de Tormentas de Butarque (ETB).

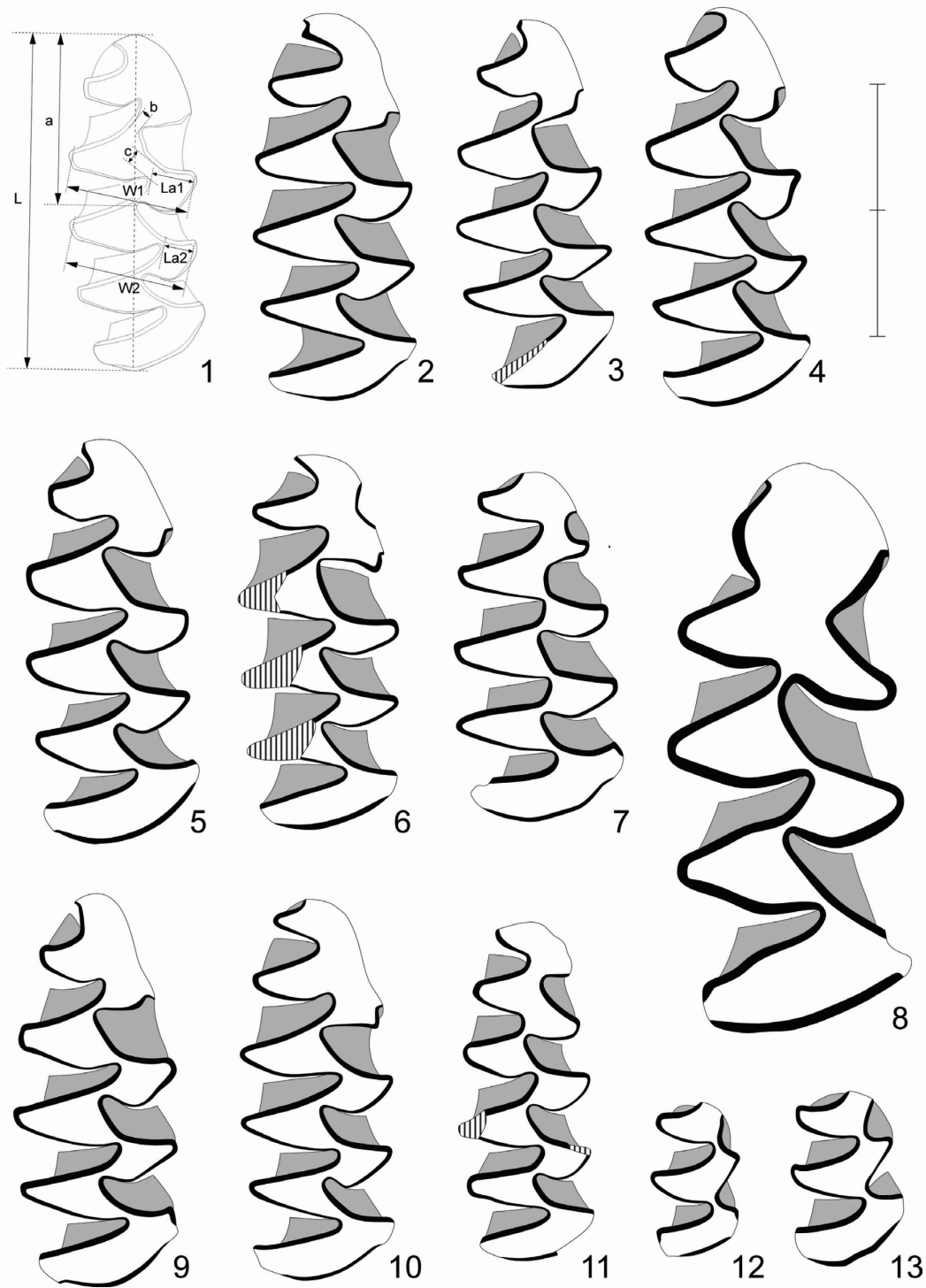


Fig. 6.—1: Esquema de las medidas sobre los primeros molares inferiores de *Microtus brecciensis*. Los índices de la Tabla 3 se han calculado a partir de las medidas que aparecen en el esquema de la siguiente forma: $A/L = a/L \cdot 100$; $B/W = b/W1 \cdot 100$; $C/W = c/W1 \cdot 100$; $AS1 = La1/W1 \cdot 100$; $AS2 = La2/W2 \cdot 100$; $L/W = L/W1$. Las medidas e índices L , $W1$, a , b , c , A/L , B/W , C/W son las propuestas por van der Meulen (1973), la medida $La1$ es similar, aunque no idéntica, a la medida La de Cuenca-Bescós *et al.* (1995). 2 a 13: Arvicolinos del yacimiento H-02 del Estanque de Tormentas de Butarque (Villaverde, Madrid). 2-7 y 9, 10: m1 de *Microtus brecciensis*; 8) m1 de *Arvicola* cf. *A. sapidus*; 12, 13) m3 de *Microtus brecciensis*; 11) m1 de *Microtus arvalis*. Todos los molares están dibujados como si fueran derechos, aunque no lo sean. Escala gráfica: 2 mm.

Tabla 3.—Comparación biométrica de las poblaciones de *Microtus brecciensis* de Áridos 1 y de H-02. Las medidas han sido tomadas de acuerdo con el esquema de la Fig. 6.1. Las medidas L y W se expresan en milímetros, los índices se expresan como porcentajes, salvo el índice L/W, que es adimensional. La última columna expresa el valor del estadístico p resultado de aplicar el test de Student, o de Mann-Whitney o de permutaciones en la comparación de las medias o medianas, en función de las características de las muestras (normalidad y homocedasticidad). Los cálculos han sido realizados con el programa Past v. 2.17 (Hammer *et al.*, 2001). Cuando este valor es inferior a 0,05, las muestras difieren entre sí con una probabilidad del 95%. En sombreado se resaltan aquellas comparaciones con resultado de diferencias estadísticamente significativas

	H-02					Áridos 1					p-valor
	n	min	m	max	DS	n	min	m	max	DS	
L	11	2,57	2,86	3,10	0,16	19	2,39	2,90	3,17	0,21	0,5116
W	11	1,03	1,14	1,25	0,06	19	0,92	1,04	1,16	0,06	0,0001
A/L	11	45,42	50,71	54,53	2,56	19	40,53	51,90	55,34	3,33	0,3354
B/W	11	1,86	5,43	20,87	6,32	19	1,49	2,27	3,31	0,69	0,0562
C/W	11	3,00	3,88	5,24	0,77	19	1,72	4,26	12,0	2,75	0,4483
AS ₁	11	28,95	33,78	38,36	2,74	19	22,61	29,34	31,78	2,43	0,0002
AS ₂	7	27,74	32,37	36,62	2,98	17	26,09	30,06	32,84	1,90	0,0325
L/W	8	2,30	2,52	2,70	0,14	19	2,46	2,79	3,03	0,17	0,0004

incluyen también en sus asociaciones *M. brecciensis*, como Áridos 1 o Valdocarros. En Arriaga I, Sesé & López Martínez (2013) describen una asociación con *M. cabreræ* (originalmente identificado como *M. brecciensis*; ver discusión más arriba) y *M. arvalis*. Por consiguiente, *M. arvalis* es una especie que se incorpora muy tardíamente (al final del Pleistoceno Medio) a las asociaciones de micromamíferos de los yacimientos de las terrazas del Jarama y Manzanares, siendo la de H-02 la cita más antigua de la especie en este contexto geográfico. La presencia de *M. arvalis* en H-02 es evidencia por tanto de que la edad de este yacimiento es más reciente que Áridos 1 y Valdocarros, en donde esta especie está ausente. Por otro lado, la presencia de *M. brecciensis* en H-02 sugiere que podría ser algo más antiguo que Arriaga I, que incluye un representante del subgénero *Iberomys* con ml de talla netamente mayor, fuera del rango de variación de los ml de *M. brecciensis* de H-02 y que, como hemos indicado más arriba, en nuestra opinión debe ser identificado como *M. cabreræ*.

Desde el punto de vista climático, la asociación de mamíferos de H-02 sugiere unas condiciones climáticas menos cálidas que las que existieron durante la formación de otros yacimientos de las terrazas del Jarama y Manzanares. Esta interpretación se basa en la presencia en este yacimiento de *M. arvalis* entre los micromamíferos y de *B. priscus* entre los grandes mamíferos.

M. arvalis es una especie característica de los sistemas montañosos de la mitad norte y centro de la península ibérica (Rey, 1973). En la actualidad ocupa también toda la meseta norte (González Esteban & Villate, 2007), debido a que los cambios en el uso del territorio llevados a cabo en los últimos 40 años por el ser humano han propiciado que haya colonizado las tierras bajas a lo largo de todo este ámbito geográfico (Luque-Larena *et al.*, 2013). Durante el Pleistoceno Medio, su presencia estuvo limitada al tercio norte peninsular, y solo tal vez al final de este período comenzó a registrarse en regiones más al sur (Arriaga; Sesé & López-Martínez, 2013 – ver discusión sobre la edad de este yacimiento más arriba). En la segunda mitad del Pleistoceno Superior, período en el que el clima fue predominantemente más frío que el actual, alcanzó el sur peninsular, habiendo sido citada en un amplio conjunto de yacimientos andaluces (Cueva de la Carihuela – Ruiz Bustos & García Sánchez, 1977; Cueva Horá – García, 1979; Cueva de Zafarraya – Medina-Lara *et al.*, 1986; Cueva de los Ojos – Fuentes Jiménez, 1989; Cueva de las Ventanas – Ruiz Bustos & Riquelme Cantal, 1999; Cueva del Cucú – González-Ramón *et al.*, 2012). Con el mejoramiento climático holoceno el área de distribución de la especie sufrió un retroceso hacia el norte, quedando confinada a los sistemas montañosos septentrionales, hasta su reciente expansión debida a factores antrópicos. *M. arvalis* es por consiguiente una especie sensible a los cambios

climáticos, ampliando en la península su distribución hacia el sur en los momentos más fríos y restringiéndola hacia el norte en los más cálidos. Su presencia en H-02, yacimiento de fondo de valle del centro peninsular del último cuarto del Pleistoceno Medio, marca el extremo más meridional de su distribución en este período, que probablemente alcanzó coincidiendo con una pulsación climática fría. En el caso de *B. priscus*, de acuerdo con Sesé & Soto (2002a) esta especie está bien adaptada, aunque no exclusivamente, a condiciones de estepa fría.

Por consiguiente, la presencia en H-02 de *M. arvalis* junto con *B. priscus*, sugieren unas condiciones climáticas menos cálidas que las que existieron durante la formación de otros yacimientos de las terrazas del Jarama y Manzanares en los que estas especies están ausentes. Teniendo en cuenta la acotación a la cronología del yacimiento aportada por la presencia y estadio evolutivo de *M. brecciensis*, la formación de H-02 debió producirse en el contexto de un estadio isotópico par, MIS 8 o, con más probabilidad, MIS 6 si consideramos que Valdocarros se sitúa en la transición MIS 8/MIS 7 (Panera *et al.*, 2011; Blain *et al.*, 2012).

Análisis de la concordancia entre la interpretación biocronológica y las dataciones numéricas de los yacimientos del ETB

Los trabajos previos de Arcos Fernández *et al.* (2008) y de Domínguez Alonso *et al.* (2009; Figs. 2 y 3) ofrecieron cronologías de los yacimientos del ETB, obtenidas por TL por Quaternary TL Surveys, hoy desaparecida, en las secuencias estratigráficas 1, 2 y 3, de arriba a abajo (Fig. 2). La secuencia 3, que contiene el yacimiento H-03 a su techo, tendría una edad más antigua que el MIS 5 (>125 ka). La secuencia 2 tendría hacia su muro, en la posición estratigráfica de H-02, una edad de 80 ka (media de 84,6 y 74,9 ka) situando este yacimiento en el MIS 5a. A techo de la secuencia 2 se ha obtenido una fecha de 56,8±4 ka, principios del MIS 3 (60-24 ka) o finales del MIS 4. El techo de la secuencia 1 es más reciente, de edad holocena en su parte superior con yacimientos arqueológicos desde épocas neolíticas a altomedievales (Domínguez Alonso *et al.*, 2009).

En el caso del yacimiento H-03, la asociación de mamíferos identificada es poco significativa desde el punto de vista de biocronológico y define para el yacimiento un intervalo cronológico muy amplio, que comprende la segunda mitad del Pleistoceno Medio y todo el Pleistoceno Superior. La fecha obtenida en este yacimiento, de >125 ka, es congruente con la aproximación a su edad a partir de la interpretación biocronológica y la acota dentro del Pleistoceno Medio.

La interpretación biocronológica de la asociación de mamíferos de H-02, basada en la presencia de *M. arvalis* y, sobre todo, en la identificación y estadio evolutivo de *M. brecciensis*, sitúa este yacimiento en el Pleistoceno Medio, en un momento anterior al inicio del MIS 5 y más joven que el MIS 9, y contraviene por una parte la edad establecida por radiometría TL para la base de la secuencia 2 y, por otra, pone en duda la edad del techo de la secuencia 2 de 56,8±4 ka, a no ser que la parte superior de esta secuencia de unos 2,5 m de espesor, constituida por arenas y fangos de llanura de inundación, fuera una nueva unidad estratigráfica en disconformidad sobre los términos fluviales inferiores que contienen el yacimiento H-02.

Las situaciones de discrepancia entre los contextos cronológicos obtenidos a partir de la interpretación de las asociaciones de mamíferos y las dataciones numéricas resultado de la aplicación de diferentes métodos de datación son frecuentes. En estos casos, y errores aparte, se plantean dos alternativas: la reconsideración del marco biocronológico que ha servido de base para la interpretación de la edad del yacimiento, o la reevaluación del significado de las dataciones numéricas obtenidas.

En relación al yacimiento H-02, el marco de referencia utilizado para precisar su edad ha sido principalmente la evolución del subgénero *Iberomys* en la península ibérica. A partir de los trabajos de distintos autores (Sesé & Sevilla, 1996; Cuenca-Bescós *et al.*, 2010b; Laplana & Sevilla, 2013, entre otros), existe coincidencia tanto a la hora de establecer un vínculo antecesor-descendiente entre *M. brecciensis* y *M. cabreræ*, como en relación con la distribución temporal de cada especie. *M. brecciensis* es una especie característica del Pleistoceno Medio, mientras que *M. cabreræ* lo es del Pleistoceno Superior y Holoceno y sobrevive en la actualidad. La sustitución

de una especie por otra se produciría en la península ibérica en el MIS 6, si se aceptan como válidas las dataciones de la última población conocida de *M. brecciensis*, la de la Sala de los Huesos de la cueva de Maltravieso (el nivel con restos de micromamíferos se encuentra entre dos planchas estalagmíticas datadas respectivamente en $117 \pm 17/-14$ ka y $183 \pm 14/-12$ ka según Hanquet, 2011) y la primera de *M. cabreræ* (que, de acuerdo con las interpretaciones asumidas en este trabajo, sería la Arriaga I, datado en >134 ka según Silva *et al.*, 2013 o, en su defecto, las de los yacimientos de la Cueva del Camino y PRERESA, datados en *c.* 90 ka en Arsuaga *et al.*, 2012, y *c.* 85 ka BP en Sesé *et al.*, 2011b, respectivamente). La presencia de *M. brecciensis* en H-02 implica, con este referente, una edad Pleistoceno Medio para el yacimiento (excluyendo la base de esta época, momento en el que está presente su antecesora *M. huescarensis* según Laplana & Cuenca-Bescós, 1997) y pone en cuestión las fechas de $84,6 \pm 12,6/-11,2$ ka y de $74,9 \pm 10,2/-9,2$ ka obtenidas en el yacimiento H-02.

De acuerdo con este marco de referencia, estas dataciones deben ser tenidas en cuenta por tanto como una estimación mínima de la edad del yacimiento, siendo su edad real más antigua, como se ha razonado anteriormente. No es posible en la actualidad establecer el motivo de la obtención de fechas excesivamente recientes con la aplicación del método de la termoluminiscencia para la datación de este yacimiento.

Otros datos conocidos confirman la existencia de secuencias estratigráficas de edad Pleistoceno Medio en la base de los depósitos aflorantes de la TCB. Es el caso de Los Estragales (Fig. 1), localizado unos 3 km aguas abajo del ETB, y con edades por TL >125 ka BP (Pérez-González *et al.*, 2008), situándose el muro de ellas en cotas topográficas por debajo del cauce y llanura aluvial actual. En las canteras de arenas de Arriaga (Fig. 1) se han datado por TL facies fluviales también aflorantes con edades más antiguas de 134 ka BP (Silva *et al.*, 2013). En esta posición geográfica del río Manzanares, próxima a la desembocadura en el río Jarama, hay que hacer notar que la TCB tiene espesores en cota por debajo de la llanura aluvial de decenas de metros (Uribe Larrea, 2008). Los yacimientos de los areneros de Arriaga igualmente contienen *Palaeoloxodon antiquus* y

una asociación de micromamíferos similar a la del yacimiento H-02 de la ETB, salvo por la presencia, en nuestra opinión, de *M. cabreræ* en Arriaga I en lugar de *M. brecciensis*, presente en H-02. El registro de estas especies en cada uno de los yacimientos implica una edad más reciente para Arriaga I que para H-02.

Conclusiones

Las evidencias aportadas en este trabajo, basadas en la interpretación biocronológica del conjunto de especies de mamíferos identificado en el yacimiento H-02, y en particular, del significado cronológico de la especie *M. brecciensis* presente en el mismo, cuestionan razonablemente la edad de finales del primer tercio del Pleistoceno Superior propuesta en Domínguez Alonso *et al.* (2009) para el yacimiento H-02 y para la base de la secuencia 2 del ETB. Los datos biocronológicos indican una edad para H-02 dentro del último cuarto del Pleistoceno Medio, más moderna que Áridos 1 y que Valdocarros y más antigua que Arriaga I. Las cronologías numéricas obtenidas por TL de 74,9 y 84,6 ka serían por consiguiente edades mínimas del yacimiento. Sin embargo, subsiste el problema de la asignación cronológica de las facies de arenas y arcillas del techo de la secuencia 2 (Fig. 2) datada asimismo por TL en $56,8 \pm 4$ ka. Una explicación posible es que el techo de la secuencia 2 esté en disconformidad sobre los términos medio-inferiores de la misma, o que el dato numérico de 56,8 ka (MIS3-4), represente una edad mínima al igual que la propuesta en este trabajo para el yacimiento H-02. En este último caso, la secuencia 2 podría ser toda ella del Pleistoceno Medio. La secuencia 1, a techo sería del Pleistoceno Superior-Holoceno.

Finalmente, conviene indicar que esta sección del ETB con las secuencias estratigráficas 1, 2 y 3 es de la mayor importancia para situar cronológicamente las terrazas escalonadas de aguas arriba y los depósitos superpuestos y hundidos de la TCB, aguas abajo hasta la desembocadura en el río Jarama.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Carmen Cacho y a Juan Antonio Martos, del Museo Arqueológico Nacional, el haber facilitado el acceso al primero de los autores a la muestra de *Microtus brecciensis* de Áridos 1, depositada en dicha institución. Queremos expresar

nuestro agradecimiento a los directores de la intervención arqueológica, Nuria Gallego Lletjós e Iván González García, así como a la Dirección General de Patrimonio Histórico de la Comunidad de Madrid, cuyos técnicos supervisaron dicha intervención. Los comentarios de los revisores C. Sesé y P. G. Silva han contribuido a mejorar el manuscrito original. Este trabajo es una aportación al proyecto I+D S2010/BMD-2330 de la Consejería de Educación de la Comunidad de Madrid.

Referencias

- Álvarez Catalán, V.; Arcos Fernández, S.; Gallego Lletjós, N.; Gil Ortiz, C.; González García, I.; Herráez Igualador, E.; Ruiz Zapata, B. & Yravedra Sanz de los Terreros, J. (2009). Yacimiento Paleolítico del Estanque de Tormentas de Butarque. 718-05-H-02. In: Actas de las Cuartas Jornadas de Patrimonio Arqueológico en la Comunidad de Madrid (Benet Jordana, N. & Benito, J.E., Coords.), 333–338.
- Álvarez-Lao, D.J. (2014). The Jou Puerta cave (Asturias, NW Spain): a MIS3 large mammal assemblage with mixture of cold and temperate elements. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 393: 1–19. <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.10.011>.
- Álvarez-Lao, D. & García, N. (2010). Chronological distribution of Pleistocene cold-adapted large mammal faunas in the Iberian Peninsula. *Quaternary International*, 212: 120–128. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2009.02.029>.
- Álvarez-Lao, D. & García, N. (2012). Comparative revision of the Iberian woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) record into a European context. *Quaternary Science Reviews*, 32: 64–74. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.11.004>.
- Arcos Fernández, S.; Gallego Lletjós, N.; Gil Ortiz, C.; González García, I. & Sainz de los Terreros, Y. (2008). Geoarqueología del yacimiento paleolítico del Estanque de Tormentas de Butarque (Villaverde, Madrid). I Jornadas de Jóvenes en Investigación Arqueológica, 1: 135–140.
- Arcos Fernández, S.; Gallego, N.; Gil, C.; González, I. & Yravedra, J. (2011). El nivel 4 (arcillas) del yacimiento paleolítico del Estanque de Tormentas de Butarque (Villaverde, Madrid). In: Actas de las Quintas Jornadas de Patrimonio Arqueológico en la Comunidad de Madrid (Santonja, M., Coord.): 323–327.
- Arsuaga, J.L.; Baquedano, E.; Pérez-González, A.; Sala, N.; Quam, R.M.; Rodríguez, L.; García, R.; García, N.; Álvarez-Lao, D.; Laplana, C.; Huguet, R.; Sevilla, P.; Maldonado, E.; Blain, H.-A.; Ruiz-Zapata, M.B.; Sala, P.; Gil-García, M.J.; Uzquiano, P.; Pantoja, A. & Márquez, B. (2012). Understanding the ancient habitats of the last-interglacial (late MIS 5) Neanderthals of central Iberia: Palaeo-environmental and taphonomic evidence from the Cueva del Camino (Spain) site. *Quaternary International*, 275: 55–75. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2012.04.019>.
- Ayazzagüeña, J. & López Martínez, N. (1976). Estudio filogenético y comparativo de *Microtus cabreræ* y *Microtus brecciensis*. Doñana, *Acta Vertebrata*, 3 (2): 181–204.
- Barroso Ruiz, C.; Desclaux, E. & Abbassi, M. (2006). Les rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Pléistocène supérieur de la Grotte du Boquete de Zafarraya. In: La Grotte du Boquete de Zafarraya. Consejería de Cultura, Junta de Andalucía (Barroso Ruiz, C. & de Lumley, H., Dir.): 927–977.
- Blain, H.-A.; Panera, J.; Uribe Larrea, D.; Rubio-Jara, S. & Pérez-González, A. (2012). Characterization of a rapid climate shift at the MIS 8/7 transition in central Spain (Valdocarros II, Autonomous Region of Madrid) by means of the herpetological assemblages. *Quaternary Science Reviews*, 47: 73–81. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quascirev.2012.05.021>.
- Cabrera-Millet, M.; López-Martínez, N. & Michaux, J. (1982). Un exemple de lignée endémique iberoccitane, les campagnols *Microtus brecciensis* et *Microtus cabreræ* (Mammalia, Rodentia): étude phylogénétique et contexte écologique d'un phénomène évolutif récent. In: Actes du Symposium paléontologique G. Cuvier (Buffetaut, E., Mazin, J.M. & Salomon, E., Eds.), Montbéliard: 525–538.
- Cuenca-Bescós, G.; Canudo, J.I. & Laplana, C. (1995). Los arvicólidos (Rodentia, Mammalia) de los niveles inferiores de Gran Dolina (Pleistoceno Inferior, Atapuerca, Burgos, España). *Revista de la Sociedad Española de Paleontología*, 10 (2): 202–218.
- Cuenca Bescós, G. & Laplana, C. (1995). Evolución de *Iberomys* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) durante el Cuaternario español. *Resúmenes XI Jornadas de Paleontología*, 69–72.
- Cuenca-Bescós, G.; Martínez, I.; Mazo, C.; Sauqué, V.; Ramón del Río, D.; Rabal Garcés, R. & Canudo, J.I. (2010a). Nuevo yacimiento de vertebrados del Cuaternario del sur del Ebro en Aguilón, Zaragoza, España. III Congreso Ibérico de Paleontología, Lisboa: 6–8.
- Cuenca-Bescós, G.; Rofes, J.; López-García, J.M.; Blain, H.-A.; De Marfá, R.J.; Galindo-Pellicena, M.A.; Bennásar-Serra, M.L.; Melero-Rubio, M.; Arsuaga, J.L.; Bermúdez de Castro, J.M. & Carbonell, E. (2010b). Biochronology of Spanish Quaternary small vertebrate faunas. *Quaternary International*, 212: 109–119. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2009.06.007>.
- Cuenca-Bescós, G.; López-García, J.M.; Galindo-Pellicena, M.A.; García-Perea, R.; Gisbert, J.; Rofes, J. & Ventura, J. (2014). Pleistocene history of *Iberomys*, an endangered endemic rodent from southwestern Europe. *Integrative Zoology*, 9: 481–497. <http://dx.doi.org/10.1111/1749-4877.12053>.

- Espinoza, E. & Mann, M.J. (1993). The history and significance of the Schreger Pattern in Proboscidean ivory characterization. *Journal of the American Institute for Conservation*, 32: 241–248. <http://dx.doi.org/10.1179/019713693806124866>.
- Engels, H. (1972). Kleinsauger aus Portugal. *Bonner Zoologische Beiträge*, 23: 79–86.
- Fuentes Jiménez, J.M. (1989). Roedores del yacimiento solutrense “Cueva de los Ojos” (Cozvíjar, Granada). *Resúmenes de las V Jornadas de Paleontología*, Valencia, s.p.
- Gamazo, M. (1982). Prospecciones en las terrazas de la margen derecha del río Manzanares (Getafe y Rivas-Vaciamadrid). *Noticiario Arqueológico Hispánico*, 14: 7–148.
- García, C. (1979). Los roedores de Cueva Horá (Darro, Granada). Nuevos datos sobre la fauna del Pleistoceno Superior de Andalucía. *Antropología y Paleoeología Humana*, 1: 79–83.
- Gil, E. (1985). Estudio de los micromamíferos (Rodentia) de la Cueva del Coscojar, Mora de Rubielos, Teruel. *Teruel*, 73: 37–58.
- Gil, E. (1988). Los micromamíferos (Insectivora, Rodentia). In: *Estudio geológico y paleontológico de la Cueva de las Graderas (Molinos, Teruel) (Liñán, E., Coord.)*. Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza, 3 (1): 31–42.
- Gil, E. (1997). Bioestratigrafía y evolución de *Microtus brecciansis* en los yacimientos del Pleistoceno de Atapuerca (Burgos, España). *Geogaceta*, 21: 113–116.
- González-Esteban, J. & Villate, I. (2007). *Microtus arvalis* (Pallas, 1778). In: *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España* (Palomo, L.J., Gisbert, J. & Blanco, J.C., Eds.). Dirección General para la Biodiversidad -SECEM-SECEMU, Madrid, 426–428.
- González-Ramón, A.; Andreo, B.; Ruiz-Bustos, A.; Richards, D.A.; López-Sáez, J.A. & Alba-Sánchez, F. (2012). Late Quaternary paleoenvironmental record from a sedimentary fill in Cucú cave, Almería, SE Spain. *Quaternary Research*, 77: 264–272. <http://dx.doi.org/10.1016/j.yqres.2011.12.001>.
- Goy, J.L.; Pérez-González, A. & Zazo, C. (1989). Cartografía y Memoria del Cuaternario y Geomorfología, Hoja de Madrid (559). Mapa Geológico de España. Escala 1:50.000. 2ª Serie (MAGNA). IGME. Servicio de Publicaciones del Ministerio de Industria. Madrid.
- Guillem Calatayud, P. (2009). Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora y Chiroptera) de la secuencia holocena de la Cova de les Cendres. In: *La Cova de Les Cendres* (Bernabeu Aubán, J. & Molina Balaguer, L.,Coords.): 189–193.
- Gusi, F.; Olària, C.; Ollé, A.; Saladié, P.; Vallverdú, J.; Cáceres, I.; van der Made, J.; Expósito, I.; Burjachs, F.; López-Polín, L.; Lorenzo, C.; Bennàsar, M.; Salazar-García, D.M. & Carbonell, E. (2013). La Cova de Dalt del Tossal de la Font (Vilafamés, Castellón): conclusiones preliminares de las intervenciones arqueológicas (1982–1987/2004–2012). *Quaderns de Prehistòria i Arqueologia de Castelló*, 31: 17–37.
- Hammer, Ø.; Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4 (1): 9pp.
- Hanquet, C. (2011). Évolution des paléoenvironnements et des paléoclimats au Pléistocène moyen, en Europe méridionale, d’après les faunes de micromammifères. Thèse Université Montpellier III-Paul Valéry.
- Herráez Igualador, E. & Álvarez Catalán, V. (2007). Estudio de la microfauna encontrada en las obras de construcción del Estanque de Tormentas de Butarque. *Geolineal*, informe inédito, 64 pp.
- Jeannet, M. (2000). Gruta da Figueira Brava. Les rongeurs. *Memorias da Academia das Ciencias de Lisboa, Classe de Ciencias*, 38: 179–243.
- Laplana, C. & Cuenca-Bescós, G. (1997). Los arvicólidos (Arvicolidae, Rodentia) del límite Pleistoceno Inferior-Medio en el relleno cárstico Trinchera Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, España). In: *XII Jornadas de Paleontología. Libro de resúmenes y comunicaciones*: 192–195.
- Laplana, C. & Cuenca-Bescós, G. (1998). Precisiones sobre la sistemática de *Iberomys* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) del Pleistoceno Inferior de la Sierra de Atapuerca. *Geogaceta*, 24: 183–186.
- Laplana, C. & Sevilla, P. (2013). Documenting the biogeographic history of *Microtus cabreræ* Thomas, 1906 (Arvicolinae, Rodentia, Mammalia) through its fossil record. *Mammal Review*, 43: 309–332. <http://dx.doi.org/10.1111/mam.12003>.
- Laplana, C.; Blain, H.-A.; Sevilla, P.; Arsuaga, J.L.; Baquedano, E. & Pérez-González, A. (2013). Un assemblage de petits vertébrés hautement diversifié de la fin du MIS5 dans un environnement montagnard au centre de l’Espagne (Cueva del Camino, Pinilla del Valle, Communauté Autonome de Madrid). *Quaternaire*, 24 (2): 207–216. <http://dx.doi.org/10.4000/quaternaire.6617>.
- López García, J.M. (2011). Los micromamíferos del Pleistoceno Superior en la Península Ibérica. Evolución de la diversidad taxonómica y cambios paleoambientales y paleoclimáticos. Editorial Académica Española, 416 pp.
- López-Martínez, N. (1980). Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera) del sitio de ocupación achelense de Aridos-I (Arganda, Madrid). In: *Ocupaciones achelenses en el valle del Jarama* (Santonja, M.; López Martínez, N. & Pérez-González, A., Eds.). Publicaciones de la Excelentísima Diputación Provincial de Madrid: 161–202.
- Luque-Larena, J.J.; Mougeot, F.; Viñuela, J.; Jareño, D.; Arroyo, L.; Lambin, X. & Arroyo, B. (2013). Recent large-scale range expansion and outbreaks of the

- common vole (*Microtus arvalis*) in NW Spain. *Basic and Applied Ecology*, 14: 432–441. <http://dx.doi.org/10.1016/j.baae.2013.04.006>.
- Medina-Lara, F.; Barroso-Ruiz, C.; Sanchidrian-Torti, J.L. & Ruiz-Bustos, A. (1986). Avance al estudio de los niveles musterienses de la cueva de Zafarraya, Alcaucín, Málaga (excavaciones de 1981–83). Homenaje a Luis Siret (1983–1984). Junta de Andalucía: 94–105.
- Olària, C.; Gusi, F.; Carbonell, E.; Ollé, A.; Vallverdú, J.; Allué, E.; Bennàsar, L.; Bischoff, J.L.; Burjachs, F.; Cáceres, I.; Expósito, I.; López, L.; Saldí, P. & Vergés, J.M. (2005). Noves intervencions al jaciment plistocènic de la Cova de Dalt del Tossal de la Font (Vilafamés, Castelló). *Quaderns de Prehistòria i Arqueologia de Castelló*, 24: 9–26.
- Panera, J.; Pérez-González, A.; Rubio, S. & Sesé, C. (2005). El yacimiento paleolítico de HAT en el valle del Jarama: una aportación de Cuaternario de la cuenca de Madrid al debate sobre el inicio del Paleolítico medio. In: *Geoarqueología y Patrimonio en la Península Ibérica y el entorno mediterráneo* (Santonja, M., Pérez-González, A. & Machado, M.J., Eds.) ADEMA. Soria: 251–260.
- Panera, J.; Torres, T.; Pérez-González, A.; Ortiz, J.E.; Rubio-Jara, S. & Uribe Larrea del Val, D. (2011). Geocronología de la Terraza Compleja de Arganda en el valle de río Jarama (Madrid, España). *Estudios geológicos*, 67 (2): 495–504. <http://dx.doi.org/10.3989/egeol.40550.204>.
- Panunesco, A.C. & Brunet-Lecomte, P. (2005). Analyse odontométrique du sous-genre *Microtus* (*Iberomys*) Chaline, 1972 (Rodentia, Arvicolinae) du sud de la France au Pléistocène moyen et supérieur. *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, 45: 31–39.
- Pérez-González, A. (1971). Estudio de los procesos de hundimiento en el valle del río Jarama y sus terrazas (nota preliminar). *Estudios Geológicos*, 27 (4): 317–324.
- Pérez-González, A.; Rubio Jara, S.; Uribe Larrea, D. & Panera, J. (2008). Geocronología de la sucesión arqueostratigráfica de Los Estragales en la Terraza Compleja de Butarque (Valle del río Manzanares, Madrid). *Geogaceta*, 45: 39–42.
- Portero, J. & Pérez-González, A. (1990). Hoja y Memoria del Mapa Geológico de España, E. 1:50.000. Alcalá de Henares (560), ITGE.
- Povoas, L.; Zilhao, J.; Chaline, J. & Brunet-Lecomte, P. (1992). La faune de rongeurs du Pléistocène supérieur de la Grotte de Caldeirao (Tomar, Portugal). *Quaternaire*, 3 (1): 40–47. <http://dx.doi.org/10.3406/quate.1992.1971>.
- Rey, J.M. (1973). Notas sobre mastozoología Ibérica, I. Las características biométricas y morfológicas del topillo campesino, *Microtus Arvalis Asturianus* del Sistema Ibérico. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Biol.)*, 71: 283–297.
- Ros-Montoya, S. (2010). Los proboscídeos del Plio-Pleistoceno de la Cuenca de Guadix Baza y Granada. Tesis Doctoral, Universidad de Granada, 403 pp.
- Rubio Jara, S.; Panera Gallego, J. & Martos Romero, J.A. (2002). La modernización del Paleolítico en los valles del Manzanares y Jarama: 1970–1985. In: *Bifaces y elefantes. La investigación del Paleolítico Inferior en Madrid* (Panera, J. & Rubio Jara, S., Eds.). Zona Arqueológica, 1: 215–241.
- Ruiz Bustos, A. (2000). Estudio paleoecológico de los sedimentos con presencia del hombre de Neandertal en la Cueva de la Carihuela (Piñar, Granada). Ayuntamiento de Pinar (Granada), 91 pp.
- Ruiz Bustos, A. & García Sánchez, M. (1977). Las condiciones ecológicas del Musteriense en las depresiones granadinas. La fauna de micromamíferos en la cueva de La Carigüela (Piñar, Granada). *Cuadernos de Prehistoria de la Universidad de Granada*, 2: 7–17.
- Ruiz Bustos, A. & Riquelme Cantal, J.A. (1999). Análisis sistemático y ecológico de los roedores del Pleistoceno Superior procedentes de la Cueva de las Ventanas (Granada, España): In: *Contribución del estudio científico de las cavidades cársticas al conocimiento geológico* (Andreo, B., Carrasco, F. & Durán, J.J., Eds.). Patronato de la Cueva de Nerja (Málaga): 277–288.
- Ruiz Bustos, A.; Toro Moyano, I.; Martín Suárez, E. & Almohalla Gallego, M. (1982). Procesos evolutivos durante el Cuaternario medio y superior en las poblaciones de pequeños mamíferos del sur de la Península Ibérica. Condiciones climáticas que implican e importancia bioestratigráfica. *Cuadernos de Prehistoria de la Universidad de Granada*, 7: 9–35.
- Rus, I. & Vega, G. (1984). El yacimiento de Arriaga II: Problemas de una definición actual de los suelos de ocupación. *Primeras Jornadas de Metodología e Investigación Prehistórica* (Soria, 1981): 387–404.
- Santonja, M.; López Martínez, N. & Pérez-González, A. (Eds.) (1980). *Ocupaciones Achelenses en el Valle del Jarama* (Arganda, Madrid). Arqueología y Paleoecología, 1. Diputación Provincial de Madrid, 352 pp.
- Sesé, C. & López-Martínez, N. (2013). Nuevos datos paleontológicos del Pleistoceno en el Valle del Manzanares (Madrid, España): Los micromamíferos del yacimiento del Arenero de Arriaga. *Estudios Geológicos*, 69 (2): 271–282. <http://dx.doi.org/10.3989/egeol.41318.270>.
- Sesé, C. & Sevilla, P. (1996). Los micromamíferos del Cuaternario peninsular español: cronoestratigrafía e implicaciones bioestratigráficas. *Revista Española de Paleontología*, nº extraordinario: 278–287.
- Sesé, C.; Panera, J.; Rubio-Jara, S. & Pérez-González, A. (2011a). Micromamíferos del Pleistoceno Medio y Pleistoceno Superior en el Valle del Jarama: yacimientos de Valdocarros y HAT (Madrid, España). *Estudios Geológicos*, 67 (1): 131–151. <http://dx.doi.org/10.3989/egeol.40290.127>.

- Sesé, C.; Rubio-Jara, S.; Panera, J. & Pérez-González, A. (2011b). Micromamíferos del Pleistoceno Superior del yacimiento de PRERESA en el valle del Manzanares y su contribución a la reconstrucción paleoambiental de la cuenca de Madrid durante el Pleistoceno. *Estudios Geológicos*, 67 (2): 471–494. <http://dx.doi.org/10.3989/egeol.40516.203>.
- Silva, P.G.; López Recio, M.; Cuartero, F.; Baena, J.; Tapias, F.; Manzano, I.; Martín, D.; Morín, J. & Roquero, E. (2012). Contexto geomorfológico y principales rasgos tecnológicos de nuevos yacimientos del Pleistoceno Medio y Superior en el Valle Inferior del Manzanares (Madrid, España). *Estudios Geológicos*, 68 (1): 58–89. <http://dx.doi.org/10.3989/egeol.40338.134>.
- Silva, P.G.; López-Recio, M.; Tapias, F.; Roquero, E.; Morín, J.; Rus, I.; Carrasco-García, P.; Giner-Robles, J.L.; Rodríguez-Pascua, M.A. & Pérez-López, R. (2013). Stratigraphy of the Arriaga Palaeolithic sites. Implications for the geomorphological evolution recorded by thickened fluvial sequences within the Manzanares River valley (Madrid Neogene Basin, Central Spain). *Geomorphology*, 196: 138–161. <http://dx.doi.org/10.1016/j.geomorph.2012.10.019>.
- Toni, I. & Molero, G. (1990). Los roedores (Rodentia, Mammalia) del yacimiento cuaternario de Pinilla del Valle (Madrid). *Actas de las IV Jornadas de Paleontología*, Salamanca, 1988: 359–373.
- Tormo Cuñat, C. (2010). Los roedores e insectívoros de los niveles gravetienses de la Cova de les Cendres (Teulada-Moraria, Alicante). *Implicaciones paleoclimáticas*. *Archivo de Prehistoria Levantina*, 28: 47–71.
- Uribe Larrea, D. (2008). Dinámica y evolución de las llanuras aluviales de los ríos Manzanares, Jarama y Tajo, entre las ciudades de Madrid y Toledo. Tesis Doctoral. Departamento de Geodinámica, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, 344 pp.
- Van der Meulen, A. (1973). Middle Pleistocene Smaller Mammals from the Monte Peglia (Orvieto, Italy), with Special Reference to the Phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). *Quaternaria*, 17: 1–144.
- Yravedra, J. (2006). Análisis Zooarqueológico y Taonómico de los niveles pleistocenos del yacimiento Paleolítico H03 (Villaverde Bajo, Madrid). Inédito. AREA, Madrid, 30 pp.
- Yravedra, J.; Rubio-Jara, S.; Panera, J.; Uribe Larrea, D. & Pérez-González, A. (2012). Elephants and subsistence. Evidence of the human exploitation of extremely large mammal bones from the Middle Palaeolithic site of Preresá (Madrid, Spain). *Journal of Archaeological Science* 39: 1063–1071. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jas.2011.12.004>.

8.6. Discusión de los resultados del artículo de Laplana *et al.* (2015), y sobre las implicaciones biocronológicas de la evolución biogeográfica de *Microtus cabrerae*

A la luz de los resultados del trabajo de Laplana *et al.* (2015), en un artículo posterior (Blain *et al.*, en prensa) se ha reinterpretado la serie estratigráfica que aflora en el estanque de tormentas de Butarque y se ha precisado la ubicación relativa de los puntos de muestreo para datación y de los niveles que contienen los yacimientos arqueopaleontológicos (Fig. 8.1). Se ha demostrado que las dataciones de $84,6 \pm 12,6 / -11,2$ ka y $74,9 \pm 10,2 / -9,2$ ka se sitúan estratigráficamente por encima del yacimiento H-02. Por consiguiente, no se pueden utilizar para sustentar una edad dentro del Pleistoceno Superior para H-02, como había sido propuesto por de los Arcos *et al.* (2011), sino que sirven para establecer una edad mínima para este yacimiento.

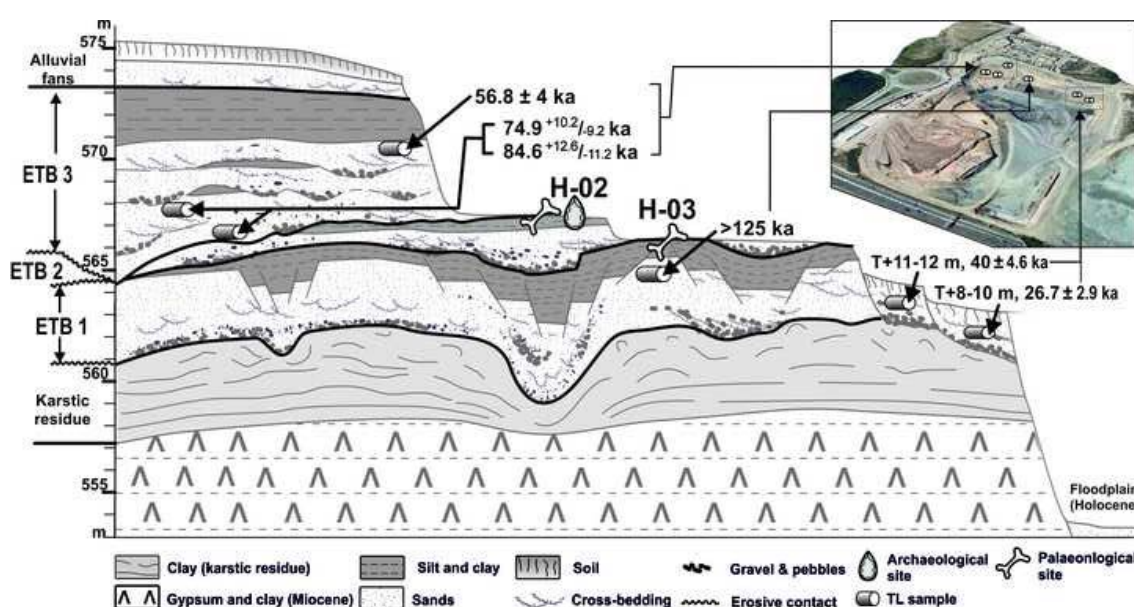


Figura 8.1. Imagen tomada de Blain *et al.* (en prensa). Corte estratigráfico completo de la Terraza Compleja de Butarque y del sustrato mioceno infrayacente en el estanque de tormentas. Arriba a la derecha, imagen 3D del estanque de tormentas y la posición exacta (X, Y, Z) de las muestras de termoluminiscencia. La imagen 3D ha sido elaborada con la imagen satélite de 2006 y DTM-LIDAR (resolución = 5m). Fuente: Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio, Cartografía de la Comunidad de Madrid y Centro Nacional de Información Geográfica, Instituto Geográfico Nacional.

Por tanto, el yacimiento H-02 no es una excepción al marco temporal del relevo entre *M. brecciensis* y *M. cabrerae* en la península ibérica, sino que añade un nuevo dato que refuerza dicho esquema.

8.6.1. Otros casos de aparente discrepancia entre el significado biocronológico atribuido en este trabajo a las especies *M. brecciensis* y *M. cabreræ* y las edades asignadas a los yacimientos en donde se han identificado

A continuación se exponen algunos casos publicados en los que la edad asignada a un yacimiento no concuerda con la presencia en el mismo de alguna de las dos especies consideradas. Se valoran las causas de la discrepancia y, cuando es posible, se indica si se trata de un desacuerdo real o ficticio.

8.6.1.1. *M. brecciensis* en contextos del Pleistoceno Superior en la península ibérica:

- En numerosas publicaciones de hace más de una década, se cita la presencia de *M. brecciensis* en yacimientos peninsulares del Pleistoceno Superior y del Holoceno. Son los casos, por ejemplo, de Cova de l'Arbreda (Alcalde i Gurt, 1986, 1987), Cova 120 (Agustí *et al.*, 1987), Cueva de los Moros (Gil y Lanchares, 1988), Pinilla del Valle (Toni y Molero, 1990), Grotte de Caldeirao (Povoas *et al.*, 1992), Figueira Brava (Jeannet, 2000), Gorham's Cave, Devil's Cave e Ibex Cave (Denys, 2000). En algunos de estos casos, estudios posteriores han confirmado la presencia de *M. cabreræ* en lugar de *M. brecciensis* en dichos yacimientos, como en Gorham's Cave (López-García *et al.*, 2011), Pinilla del Valle (Arsuaga *et al.*, 2012, aunque ya Cabrera-Millet *et al.*, 1983 indicaban que la especie presente en este yacimiento era *M. cabreræ*), Cueva de los Moros (Cuenca-Bescós *et al.*, 2014), Cova de l'Arbreda (López-García *et al.*, 2015b). La identificación de *M. brecciensis* en la península ibérica en contextos del Pleistoceno Superior y Holoceno se debe probablemente a que el conocimiento de este linaje en aquel momento era todavía limitado y la distinción entre ambas especies no estaba claramente establecida. Algunos de los caracteres propuestos para la separación de las dos formas pudieron ser erróneos o incorrectamente aplicados. Con la acumulación de datos, se hizo evidente que la especie presente durante el Pleistoceno Medio era *M. brecciensis* y la del Pleistoceno Superior y Holoceno era *M. cabreræ* (Sesé y Sevilla, 1996; Cuenca-Bescós *et al.*, 2010a). Sin embargo, incluso en yacimientos publicados recientemente, como los del Tossal de la Font (Olaria *et al.*, 2005; Gusi *et al.*, 2013), Cueva del Higueral de Valleja (Jennings *et al.*, 2009), la cavidad P-7 en Aguilón (Cuenca-Bescós *et al.*, 2010b), o Gorham's Cave (Price, 2012) se ha continuado identificando *M. brecciensis* en contextos del Pleistoceno Superior. En

el caso de la cavidad P-7, la identificación ha sido enmendada en un trabajo posterior (Cuenca-Bescós *et al.*, 2014, inf. supl.).

- En otros casos, el problema no está en la identificación de la especie presente en el yacimiento, sino en su datación. Es el caso de la Cova Negra en Játiva (Valencia). En este yacimiento, se identificó la presencia de la especie *M. brecciensis* (Guillem Calatayud, 1995a y b) mientras que la cronología del yacimiento fue atribuida al Pleistoceno Superior (Villaverde y Fumanal, 1990) a partir de la integración de datos geomorfológicos, sedimentológicos y bioestratigráficos, posteriormente apoyados por una serie de dataciones (Arsuaga *et al.*, 2007) que confirmaban dicha interpretación. Sin embargo, el yacimiento cuenta con dataciones más antiguas, de hasta 235 ± 21 ka (Villaverde *et al.*, 1998), dentro del Pleistoceno Medio, que hasta recientemente se han considerado inconsistentes con respecto al resto de dataciones y al contexto biocronológico. En colaboración con el Dr. Guillem Calatayud se ha realizado una revisión del material atribuido a *M. brecciensis* y se ha comprobado que efectivamente corresponde a esta especie. Este dato, y el mejor conocimiento del marco crono- y bioestratigráfico regional, han propiciado la revisión de la adscripción cronológica de la mayor parte de la serie sedimentaria del yacimiento, que en la actualidad se atribuye al Pleistoceno Medio (Villaverde *et al.*, 2014).

- Otro caso de discrepancia puede ser el de la Cova del Rinoceront en Castelldefels (Barcelona). En la unidad 1 de este yacimiento ha sido identificada la especie *M. brecciensis* (López-García *et al.*, 2016b) en cronologías de la base del Pleistoceno Superior (MIS5) establecidas a partir de una serie de dataciones obtenidas por TL y IRSL (Daura *et al.*, 2015). A partir de los datos aportados en la publicación, no es posible confirmar la presencia de esta especie en el yacimiento, ya que no cuenta con medidas y las ilustraciones son poco precisas, por lo que no es posible abordar las causas de esta discrepancia. La confirmación de este dato supondría la coexistencia de *M. brecciensis* y *M. cabreræ* en la península ibérica durante el MIS5, ya que esta última especie ha sido identificada en yacimientos de cronología equivalente a la propuesta para la unidad I de la Cova del Rinoceront (yacimientos de la Cueva del Camino en Pinilla del Valle – Arsuaga *et al.*, 2012; y de Preresá en Getafe – Sesé *et al.*, 2011).

8.6.1.2. *M. cabreræ* en contextos del Pleistoceno Medio:

- En el Arenero de Arriaga I se identificó una pequeña muestra (con solo dos primeros molares inferiores) atribuida a *M. breccensis* por López Martínez (en Gamazo, 1982), identificación mantenida en Sesé y López Martínez (2013). Dos niveles suprayacentes al que incluye el yacimiento han sido datados por termoluminiscencia (Silva *et al.*, 2013) resultando edades de >133 ka y >134 ka. Por consiguiente, a Arriaga I le corresponde una edad más antigua, dentro del Pleistoceno Medio. A partir de los datos proporcionados por Sesé y López Martínez (2013) se puede apreciar que las dimensiones de los ejemplares identificados como *M. breccensis* son muy grandes y se encuentran fuera del rango de variación de todas las muestras de esta especie procedentes del mismo ámbito geográfico (Comunidad de Madrid). Como se indica en Laplana *et al.* (2015), en nuestra opinión a partir de este dato, estos ejemplares corresponderían en realidad a *M. cabreræ*. Si se acepta esta interpretación, esta sería la única cita de *M. cabreræ* en el Pleistoceno Medio peninsular. De confirmarse tanto la edad del yacimiento como la identificación de la especie, este dato podría acotar aún más la edad del relevo de *M. breccensis* por *M. cabreræ* en la península, si este se situara en el MIS6, o confirmar la coexistencia de ambas especies, si la edad de Arriaga I resultara más antigua. Hay que recordar que el registro más moderno de *M. breccensis* se encuentra en la Sala de los Huesos de la Cueva de Maltravieso en Cáceres, yacimiento datado en el MIS6 (Hanquet, 2011) y que *M. breccensis* ha sido identificado también en el yacimiento H-02 del estanque de tormentas de Butarque de Villaverde (Madrid), atribuido al MIS6 (Laplana *et al.*, 2015). Por último, no hay que descartar que las fechas de este yacimiento puedan verse revisadas. En el Arenero de Arriaga, las dataciones han sido realizadas mucho tiempo después de la excavación de los yacimientos, y es posible que la correlación de los niveles de los yacimientos con los de las dataciones no haya sido correctamente establecida, dados los cambios que ha sufrido el arenero durante su explotación (J. Panera, com. pers.).

8.7. Conclusiones

La recopilación de registros publicados de la especie *M. cabreræ* ha permitido comprobar que este taxón se encuentra presente en la península ibérica desde el MIS5 hasta la actualidad. En este intervalo, ha ocupado gran parte del sur de Francia, salvo la

zona más occidental, y de la península ibérica, salvo la fachada norte de la región cantábrica. Durante el Neolítico esta especie alcanza la mayor densidad de registros de su historia evolutiva (Laplana y Sevilla, 2013).

El análisis de los cambios de distribución geográfica de *M. cabreræ* a lo largo de su historia evolutiva ha permitido reconocer dos etapas en las que experimentó una importante reducción de su área de distribución. La primera se produjo coincidiendo con el Último Máximo Glacial, etapa en la que la especie desaparece del sur de Francia y de la mitad norte de la península, y sus registros se encuentran solo en el sur la península ibérica. La segunda probablemente comenzó a mediados del Holoceno y ha crecido en intensidad en los últimos 2000 años. Como consecuencia, *M. cabreræ* no está presente en la actualidad en el sur de Francia ni en el noreste ni el extremo sur de la península ibérica (Laplana y Sevilla, 2013).

La primera etapa de reducción del área de distribución en el MIS2 está claramente ligada al cambio hacia condiciones climáticas más frías y secas. La segunda etapa de retracción de la especie está vinculada a un cambio climático hacia condiciones más secas que se inició a mediados del Holoceno, y a la modificación del paisaje natural producida por el ser humano al final del Holoceno (Laplana y Sevilla, 2013).

El reconocimiento de:

- 1 - el salto biométrico entre las poblaciones ibéricas de *Iberomys* del Pleistoceno Medio y del Superior,
- 2 - las diferentes tendencias evolutivas que experimentó la longitud del m1 a ambos lados de los Pirineos durante al menos el último tercio del Pleistoceno Medio,
- 3 - la existencia en el sur de Francia a finales de este intervalo de poblaciones de *Iberomys* de tamaño grande, similar al de *M. cabreræ* actual,

nos permiten proponer la hipótesis de que *M. cabreræ* se originó en el sur de Francia durante el último tercio del Pleistoceno Medio por un proceso cladogenético por especiación alopátrica, en el que los Pirineos se comportaron como una barrera que impuso el aislamiento y la divergencia entre las poblaciones de *Iberomys* de ambos lados de esta cordillera.

En el tránsito Pleistoceno Medio-Superior (MIS6-inicio de MIS5?), la repentina presencia de poblaciones de *Iberomys* de tamaño grande en la península ibérica sugiere que poblaciones del sur de Francia atravesaron los Pirineos, se introdujeron en la península ibérica, y rápidamente sustituyeron a las poblaciones de tamaño pequeño que existían en aquel momento. Los Pirineos dejaron de ser una barrera, al menos para permitir el paso de norte a sur, por lo que consideramos más probable que esta situación se produjera en un momento frío (MIS6).

Se comprueba la utilidad biocronológica del relevo de *M. brecciensis* por *M. cabreræ* en la península ibérica. A partir de los datos actuales, se trata de un suceso fácilmente reconocible porque se encuentra asociado a un salto del tamaño (media de la longitud del m1) entre ambas especies, siendo *M. cabreræ* de tamaño claramente superior a *M. brecciensis* (Laplana y Sevilla, 2013). Los datos cronológicos disponibles permiten situarlo en el tránsito Pleistoceno Medio-Superior (final del MIS6-comienzo del MIS5). Por consiguiente, todas las citas de *M. brecciensis* en contextos cronológicos del Pleistoceno Superior corresponden muy probablemente a *M. cabreræ*. Se han analizado los casos que parecían contradecir este esquema, y se ha demostrado la robustez de la utilización del relevo como marcador biocronológico, que ha obligado a revisar los marcos cronológicos de yacimientos como H-02 del estanque de tormentas de Butarque (Laplana *et al.*, 2015) o Cova Negra en Játiva. Algunos datos recientes, como el de Arriaga I, pueden contribuir a precisar la cronología del relevo si se confirman las edades asignadas a los registros del representante del linaje en el yacimiento. Otros, como el de la Cova del Rinoceront, precisan de una descripción más detallada que confirme la presencia en él de una u otra especie. Una vez precisada la identificación, será un yacimiento importante en la discusión de esta cuestión.

8.8. Referencias

Abbassi, M. (1999). Les rongeurs du sud-est de la France et de Ligurie: implications systematiques, biostratigraphiques et paleoenvironnementales. Thèse au Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Alasaad, S., Rozhkov, K. V., Atopkin, D. M., Sánchez, A., Garrido-García, J., Romero, I., Soriguer, R. C. y Chelomina, G. N. (2013). RAPD-PCR molecular analysis

of the threatened Cabrera's vole populations in the Iberian Peninsula. *African Journal of Biotechnology*, 12 (26): 4065-4073.

Alcalde Gurt, G. (1986). Les faunes de rongeurs du Pléistocène Supérieur et de l'Holocène de Catalogne (Espagne) et leurs significations paléoécologiques et paléoclimatologiques. Thèse du Dîplome de l'École Pratique des Hautes Études.

Alcalde i Gurt, G. (1987). Els rosegadors del paleolític superior de la Cova de l'Arbreda (Serinyà, Catalunya). Significació paleoecològica y paleoclimàtica. *Cypsela*, 6: 89-96.

Agustí, B., Alcalde, G., Burjachs, F., Buxó, R., Juan-Muns, N., Oller, J., Ros, M. T., Rueda, J. M. y Toledo, A. (1987). Dinàmica de la utilització de la Cova 120 per l'home en els darrers 6000 anys. Centre d'investigacions arqueològiques de Girona, sèrie monogràfica, 7, 1-159.

Arsuaga, J. L., Villaverde, V., Quam, R., Martínez, I., Carretero, J. M., Lorenzo, C. y Gracia, A. (2007). New Neandertal remains from Cova Negra (Valencia, Spain). *Journal of Human Evolution*, 52: 31-58.

Arsuaga, J. L., Baquedano, E., Pérez-González, A., Sala, N., Quam, R. M., Rodríguez, L., García, R., García, N., Álvarez-Lao, D., Laplana, C., Huguet, R., Sevilla, P., Maldonado, E., Blain, H.-A., Ruiz-Zapata, M. B., Sala, P., Gil-García, M. J., Uzquiano, P., Pantoja, A. y Márquez, B. (2012). Understanding the ancient habitats of the last-interglacial (late MIS 5) Neanderthals of central Iberia: Palaeoenvironmental and taphonomic evidence from the Cueva del Camino (Spain) site. *Quaternary International*, 275: 55-75.

Ayarzagüena, J. y López Martínez, N. (1976). Estudio filogenético y comparativo de *Microtus cabreræ* y *Microtus brecciensis*. Doñana, *Acta Vertebrata*, 3 (2): 181-204.

Blain, H.-A., Rubio-Jara, S., Panera, J., Uribe-larrea, D., Laplana, C., Herráez, E. y Pérez-González, A. (aceptado). A new Middle Pleistocene (Marine Isotope Stage 6) "cold" herpetofaunal assemblage from central Iberian Peninsula: Estanque de Tormentas de Butarque H-02 (Manzanares Valley, Madrid). *Quaternary Research*.

Bonifay, E., 1981. Les plus anciens habitats sous grotte découverts à Lunel-Viel (Hérault). *Archeologia* 150: 30–42.

Brugal, J.-P. (1981). Balaruc VII (Sète, Hérault). Un nouveau remplissage de fissure de la fin du Pléistocène moyen. *Quaternaria*, 23: 99-141.

Cabrera-Millet, M., López-Martínez, N y Michaux, J. (1983). Un exemple de lignée endémique iberoccitane, les campagnols *Microtus brecciensis* et *Microtus cabrerae* (Mammalia, Rodentia): étude phylogénétique et contexte écologique d'un phénomène évolutif récent. En: Buffetaut, E., Mazin, J.M. y Salomon, E. (eds.), *Actes du Symposium paléontologique G. Cuvier, Montbéliard*, 525-538.

Chaline, J. (1972a). Les rongeurs du Pléistocène Moyen et Supérieur de France. *Cahiers de Paléontologie*, 1-410.

Chaline, J. (1972b). Les rongeurs du Würmien II de la grotte de l'Hortus (Valflaunès, Hérault). En : de Lumley, H. (ed.), *La grotte moustérienne de l'Hortus, Études Quaternaires*, Université de Provence, 1: 233-240.

Cuenca-Bescós, G., Canudo, J. I. y Laplana, C. (1995). Los arvicólidos (Rodentia, Mammalia) de los niveles inferiores de Gran Dolina (Pleistoceno Inferior, Atapuerca, Burgos, España). *Revista Española de Paleontología*, 10 (2): 202-218.

Cuenca-Bescós, G. y Laplana Conesa, C. (1995). Evolución de *Iberomys* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) durante el Cuaternario español. López, G., Obrador, A. y Vicens, E. (eds.), *Resúmenes XI Jornadas de Paleontología*, 69-72.

Cuenca-Bescós, G., Canudo, J. I. y Laplana, C. (1999). Análisis bioestratigráfico de los roedores del Pleistoceno Medio del yacimiento de Galería (Sierra de Atapuerca, Burgos). En: Carbonell, E., Rosas, A. y Díez, J. C. (eds.), *Atapuerca: Ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería. Arqueología en Castilla y León*, 7: 189-210.

Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., López-García, J. M., Blain, H.-A., De Marfá, R. J., Galindo-Pellicena, M. A., Bennásar-Serra, M. L., Melero-Rubio, M., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M. y Carbonell, E. (2010a). Biochronology of Spanish Quaternary small vertebrate faunas. *Quaternary International*, 212: 109-119.

Cuenca-Bescós, G., Martínez, I., Mazo, C., Sauqué, V., Ramón del Río, D., Rabal Garcés, R. y Canudo, J. I. (2010b). Nuevo yacimiento de vertebrados del Cuaternario del sur del Ebro en Aguilón, Zaragoza, España. III Congreso Ibérico de Paleontología, Lisboa, 6-8.

Cuenca-Bescós, G., López-García, J. M., Galindo-Pellicena, M. A., García-Perea, R., Gisbert, J., Rofes, J. y Ventura, J. (2014). Pleistocene history of *Iberomys*, an endangered endemic rodent from southwestern Europe. *Integrative Zoology*, 9: 481-497.

Daura, J., Sanz, M., Julià, R., García-Fernández, D., Fornós, J.J., Vaquero, M., Allué, E., López-García, J.M., Blain, H.-A., Ortiz, J. E., Torres, T., Albert, R. M., Rodríguez-Cintas, A., Sánchez-Marco, A., Cerdeño, E., Skinner, A. R., Asmeron, Y., Polyak, V. J., Garcés, M., Arnold, L. J., Demuro, M., Pike, A. W. G., Euba, I., Rodríguez, R. F., Yagüe, A. S., Villaescusa, L., Gómez, S., Rubio, A., Pedro, M., Fullola, J. M. y Zilhao, J. (2015). Cova del Rinoceront (Castelldefels, Barcelona): a terrestrial record for the Last Interglacial period (MIS 5) in the Mediterranean coast of the Iberian Peninsula. *Quaternary Science Reviews*, 114: 203-277.

De los Arcos, S., Gallego, N., Gil, C., González, I. y Yravedra, J. (2011). El nivel 4 (arcillas) del yacimiento paleolítico del Estanque de Tormentas de Butarque (Villaverde, Madrid). En: Santonja, M. (coord.), *Actas de las Quintas Jornadas de Patrimonio Arqueológico en la Comunidad de Madrid*, 323-327.

Denys, C. (2000). Small mammals of Ibex Cave: biostratigraphical and palaeoecological remarks. En: Finlayson, C., Finlayson, G. y Fa, D. (eds.), *Gibraltar during the Quaternary: the southernmost part of Europe in the last two million years*. Gibraltar Government Heritage Publications Monographs, 1: 215-225.

Desclaux, E. y Defleur, A. (1997). Étude préliminaire des micromammifères de La Baume Moula-Guercy à Soyons (Ardèche, France). Systématique, biostratigraphie et paléoécologie. Quaternaire, 8 (2-3): 213-223.

Desclaux, E., El Hazzazi, N., Villette, P. y Dubar, M. (2008). Le contexte environnemental des occupations humaines. L'apport de la microfaune, des restes aviaires et de la malacofaune. En: Moncel, M.-H. (dir.), Le site de Payre: occupations humaines dans la vallée du Rhône à la fin du Pléistocène moyen et au début du Pléistocène supérieur, Paris, Mémoires de la Société préhistorique française, 46: 91-105.

Domínguez Alonso, R. M., Arcos Fernández, S., Ruiz-Zapata, B. y Gil-García, M. J. (2009). Nuevos datos sobre la Terraza Compleja de Butarque en Villaverde Bajo. En: Benet Jordana, N. y Enrique Benito, J. (coords.), Actas de las Cuartas Jornadas de Patrimonio Arqueológico en la Comunidad de Madrid, 339-344.

Fosse, P. (1996). La Grotte n° 1 de Lunel-Viel (Hérault, France): répaire d'Hyènes du Pléistocène Moyen. Étude taphonomique du matériel osseux. Paleo, 8: 47-81.

Gamazo, M. (1982). Prospecciones en las terrazas de la margen derecha del río Manzanares (Getafe y Rivas-Vaciamadrid). Noticiario Arqueológico Hispánico, 14: 7-148.

Garrido-García, J. A. y Soriguer-Escofet, R. C. (2012). Cabrera's Vole *Microtus cabreræ* Thomas, 1906 and the subgenus *Iberomys* during the Quaternary: Evolutionary implications and conservation. Geobios, 45: 437-444.

Gil, E. y Lanchares, E. (1988). Los roedores del yacimiento musteriense de la Cueva de Gabasa (Pirineo Aragonés). Interés paleoecológico. Geogaceta, 3: 5-7.

Guillem Calatayud, P. (1995). Paleontología continental: microfauna. En: Roselló i Verger, N. M. (ed.), El Cuaternario del País Valenciano. Universitat de Valencia y Asociación Española para el Estudio del Cuaternario, 227-233.

Guillem Calatayud, P. (1995). Bioestratigrafia de los micromamíferos (Rodentia, Mammalia) del Pleistoceno Medio, Superior y Holoceno del País Valenciano. *Saguntum*, 29: 11-18.

Gusi, F., Olària, C., Ollé, A., Saladié, P., Vallverdú, J., Cáceres, I., van der Made, J., Expósito, I., Burjachs, F., López-Polín, L., Lorenzo, C., Bennàsar, M., Salazar-García, D. M. y Carbonell, E. (2013). La Cova de Dalt del Tossal de la Font (Vilafamés, Castellón): conclusiones preliminares de las intervenciones arqueológicas (1982-1987 / 2004-2012). *Quaderns de Prehistoria i Arqueologia de Castelló*, 31: 17-37.

Hanquet, C. (2011). Évolution des paléoenvironnements et des paléoclimats au Pléistocène moyen, en Europe méridionale, d'après les faunes de micromammifères. Thèse Université Montpellier III-Paul Valéry.

Hanquet, C., Valensi, P., Bailon, S., Desclaux, E., El Guennouni, K., Roger, T. y de Lumley, H. (2010). Caractérisation du climat et de la biodiversité au Pléistocène moyen final, d'après les faunes de vertébrés de la Grotte du Lazaret (Nice, France). *Quaternaire*, 21 (3): 215-226.

International Commission on Zoological Nomenclature (1999). International Code of Zoological Nomenclature, Fourth Edition. The International Trust for Zoological Nomenclature.

Jaarola, M., Martínková, N., Gündüz, I., Brunhoff, C., Zima, J., Nadachowski, A., Amori, G., Bulatova, N. S., Chondropoulos, B., Fragedakis-Tsolis, S., González Esteban, J., López- Fuster, M. J., Kandaurov, A. S., Kefelioglu, H., Mathias, M. L., Villate, I. y Searle, J. (2004). Molecular phylogeny of the speciose vole genus *Microtus* (Arvicolinae, Rodentia) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33: 647-663.

Jeannet, M. (1976). Lunel-Viel. Nouvelles archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon, 14, suppl.: 45-46.

Jeannet, M. (1981). Les rongeurs du gisement acheuléen d'Orgnac 3 (Ardèche). Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon, 50 (2): 49-71.

Jeannet, M. (2000). Gruta da Figueira Brava. Les rongeurs. Memórias da Academia das Ciências de Lisboa, Classe de Ciências, 38:179-243.

Jennings, R. P., Giles Pacheco, F., Barton, R. N. E., Collcutt, S. N., Gale, R., Gleed-Owen, C. P., Gutiérrez López, J. M., Higham, T. F. G., Parker, A., Price, C., Rhodes, E., Santiago Pérez, A., Schwenninger, J. L. y Turner, E. (2009). New dates and palaeoenvironmental evidence for the Middle to Upper Palaeolithic occupation of Higueral de Valleja Cave, southern Spain. Quaternary Science Reviews, 28: 830-839.

Kowalski, K. (2001). Pleistocene rodents of Europe. Folia Quaternaria, 72: 1-389.

Laplana, C. y Blain, H.-A. (2008). Microvertebrados (Squamata, Lagomorpha, Erinaceomorpha y Rodentia) de Fonelas P-1 (cuenca de Guadix-Baza, Granada). En: Arribas, A. (ed.), Vertebrados del Plioceno terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas. Cuadernos del Museo Geominero, 10: 65-83.

Laplana, C. y Sevilla, P. (2013). Documenting the biogeographic history of *Microtus cabreræ* through its fossil record. Mammal Review, 43: 309-332.

Laplana, C., Herráez, E., Yravedra Sáinz de los Terreros, J., Báez, S., Rubio-Jara, S., Panera, J., Rus, I. y Pérez-González, A. (2015). Biocronología de la Terraza Compleja de Butarque del río Manzanares en el Estanque de Tormentas al sur de Madrid (España). Estudios Geológicos, 71 (1): e028.

Li, Y., Shi, Y., Lu, J., Ji, W. y Wang, Z. (2016). Sequence and phylogenetic analysis of the complete mitochondrial genome of *Lasiopodomys mandarinus mandarinus* (Arvicolinae, Rodentia). Gene, 593: 302-307.

Liu, S. Y., Sun, Z. Y., Liu, Y., Wang, H., Guo, P. y Murphy, R. W. (2012). A new vole from Xizang, China and the molecular phylogeny of the genus Neodon (Cricetidae: Arvicolinae). Zootaxa, 3235: 1-22.

López-García, J. M., Cuenca-Bescós, G., Finlayson, C., Brown, K. y Giles Pacheco, F. (2011). Palaeoenvironmental and palaeoclimatic proxies of the Gorham's cave small mammal sequence, Gibraltar, southern Iberia. *Quaternary International*, 243 (1): 137-142.

López-García, J. M., Berto, C., Luszi, E., Dalla Valle, C., Bañuls-Cardona, S. y Sala, B. (2015a). The genus *Iberomys* (Chaline, 1972) (Rodentia, Arvicolinae, Mammalia) in the Pleistocene of Italy. *Italian Journal of Geosciences*, 134 (1): 162-169.

López-García, J. M., Soler, N., Maroto, J., Soler, J., Alcalde, G., Galobart, A., Bennàsar, M. y Burjachs, F. (2015b). Palaeoenvironmental and palaeoclimatic reconstruction of the Latest Pleistocene of L'Arbreda Cave (Serinyà, Girona, northeastern Iberia) inferred from the small-mammal (insectivore and rodent) assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 435: 244-253.

López-García, J. M., Luzi, E., Furió, M., Susanna, I., Llenas, M. y Madurell-Malapeira, J. (2016a). Biochronological data for the middle Pleistocene site of Grotte de la Carrière (Lachambre karstic complex, Corneilla-de-Conflent, eastern Pyrenees, southern France) inferred from the small-mammal assemblage. *Quaternaire*, 27 (2): 133-138.

López-García, J. M., Fernández-García, M., Blain, H.-A., Sanz, M. y Daura, J. (2016b). MIS 5 environmental and climatic reconstruction in northeastern Iberia using the small-vertebrate assemblage from the terrestrial sequence of Cova del Rinoceront (Castelldefels, Barcelona). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 451: 13-22.

López-Martínez, N. (2009). Time assymetry in the palaeobiogeographic history of species. *Bulletin de la Société géologique de France*, 180 (1): 45-55.

Marquet, J.-C. y Séronie-Vivien, M.-R. (2016). Les rongeurs du sondage Séronie-Vivien de la Grotte d'âge Pléistocène Moyen de Pradayrol à Caniac-du-Causse (Lot). *Quaternaire*, 27 (2): 111-131.

Martinkova, N. y Moravec, J. (2012). Multilocus phylogeny of arvicoline voles (Arvicolini, Rodentia) shows small tree terrace size. *Folia Zoologica*, 61 (3-4): 254-267.

Mitchell-Jones, A. J., Amori, G., Bogdanowicz, W., Krystufek, B., Reijnders, P. J. H., Spitzenberger, E., Stubbe, M., Thissen, J. B. M., Vohralik, V. y Zima, J. (eds.) (1999). *The Atlas of European Mammals*. Poyser Natural History.

Olària, C., Gusi, F., Carbonell, E., Ollé, A., Vallverdú, J., Allué, E., Bennàsar, L., Bischoff, J. L., Burjachs, F., Cáceres, I., Expósito, I., López, L., Saladié, P. y Vergés, J. M. (2005). Noves intervencions al jaciment plistocènic de la Cova de Dalt del Tossal de la Font (Vilafamés, Castelló). *Quaderns de Prehistòria i Arqueologia de Castelló*, 24: 9-26.

Palomo, L. J., Gisbert, J. y Blanco, J. C. (eds) (2007). *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España*. Dirección General para la Biodiversidad -SECEM-SECEMU, Madrid.

Paunescu, A. C. y Brunet-Lecomte, P. (2005). Analyse odontométrique du sous-genre *Microtus* (*Iberomys*) Chaline, 1972 (Rodentia, Arvicolinae) du sud de la France au Pléistocène moyen et supérieur. *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, 45:31-39.

Pita, R., Mira, A. y Beja, P. (2014). *Microtus cabreræ* (Rodentia: Cricetidae). *Mammalian Species*, 46 (912): 48-70.

Povoas, L., Zilhao, J., Chaline, J. y Brunet-Lecomte, P. (1992). La faune de rongeurs du Pleistocène supérieur de la Grotte de Caldeirão (Tomar, Portugal). *Quaternaire*, 3 (1): 40-47.

Price, C. (2012). The small mammal fauna of Gorham's Cave. En: Barton, R. N. E., Stringer, C. B. y Finlayson, J. C. (eds.), *Neanderthals in Context. A report of the 1995-1998 excavations at Gorham's and Vanguard Caves, Gibraltar*. Oxford University School of Archaeology: Monograph 75. Institute of Archaeology, University of Oxford, 128-140.

Radulescu, C. (1989). Preliminary note on the rodent fauna from "La Grotte des Cèdres" (Le Plan d'Aups, Var, France). *Miscellanea Speologica Romanica*, 1: 327-333.

Radulescu, C. y Crégut-Bonnoure, E. (1995). Les rongeurs. En: Defleur, A. y Crégut-Bonnoure, E. (dir.), *Le gisement paléolithique moyen de la grotte des Cédres (Var)*. *Documents d'Archéologie Française*, 49: 148-152.

Ruiz Bustos, A., Toro Moyano, I., Martín Suárez, E. y Almohalla Gallego, M. (1982). Procesos evolutivos durante el Cuaternario medio y superior en las poblaciones de pequeños mamíferos del sur de la Península Ibérica. Condiciones climáticas que implican e importancia bioestratigráfica. *Cuadernos de Prehistoria de la Universidad de Granada*, 7: 9-35.

Sesé, C. y López Martínez, N. (2013). Nuevos datos paleontológicos del Pleistoceno en el Valle del Manzanares (Madrid, España): Los micromamíferos del yacimiento del Arenero de Arriaga. *Estudios Geológicos*, 69 (2): 271-282.

Sesé, C. y Sevilla, P. (1996). Los micromamíferos del Cuaternario peninsular español: cronoestratigrafía e implicaciones bioestratigráficas. *Revista Española de Paleontología*, nº extraordinario, 278-287.

Sesé, C., Rubio-Jara, S., Panera, J. y Pérez-González, A. (2011). Micromamíferos del Pleistoceno Superior del yacimiento de PRERESA en el valle del Manzanares y su contribución a la reconstrucción paleoambiental de la cuenca de Madrid durante el Pleistoceno. *Estudios Geológicos*, 67 (2): 471-494.

Sesé, C., Soto, E., Santonja, M., Pérez-González, A. y Domínguez-Rodrigo, M. (2016). Los micromamíferos (Lagomorpha, Eulipotyphla y Rodentia) del yacimiento del Pleistoceno Medio de Cuesta de la Bajada (Teruel, España): Estudio sistemático y consideraciones paleoambientales. *Estudios Geológicos*, 72 (2): e057.

Toni, I. y Molero, G. (1990). Los roedores (Rodentia, Mammalia) del yacimiento cuaternario de Pinilla del Valle (Madrid). *Actas de Paleontología*, 359-373.

Silva, P. G., López-Recio, M., Tapias, F., Roquero, E., Morín, J., Rus, I., Carrasco-García, P., Giner-Robles, J. L., Rodríguez-Pascua, M. A. y Pérez-López, R. (2013). Stratigraphy of the Arriaga Palaeolithic sites. Implications for the geomorphological evolution recorded by thickened fluvial sequences within the Manzanares River valley (Madrid Neogene Basin, Central Spain). *Geomorphology*, 196: 138-161.

Toni, I. y Molero, G. (1990). Los roedores (Rodentia, Mammalia) del yacimiento cuaternario de Pinilla del Valle (Madrid). *Actas de Paleontología*, 359-373.

Villaverde, V. y Fumanal, M. P. (1990). Relations entre le Paléolithique moyen et el Paléolithique supérieur dans le versant méditerranéen espagnol. Paleolithique moyen recent et Paleolithique superieur ancien en Europe: ruptures et trasiitions: examen critique des documents archéologiques. En: Farizy, C. (dir.), *Actes du Colloque international de Nemours*, 9-10-11, Mai, 1988. *Memoirs du Musée de Préhistoire d'Ile de France* , 3: 177-183.

Villaverde, V., Aura, J. E. y Barton, C. M. (1998). The Upper Paleolithic in Mediterranean Spain: A review of current evidence. *Journal of World Prehistory*, 12 (2): 121-198.

Villaverde, V., Guillem, P. M., Martínez-Valle, R. y Eixea, A. (2014). Cova Negra. En: Sala Ramos, R. (ed.), *Los cazadores recolectores del Pleistoceno y del Holoceno en Iberia y el Estrecho de Gibraltar: estado actual del conocimiento del registro arqueológico*. Universidad de Burgos-Fundación Atapuerca, 361-369.

Wilson, D. E. y Reeder, D. M. (eds.) (2005). *Mammal Species of the World*, third edition. The Johns Hopkins University Press.

**9. LOS YACIMIENTOS DE
PINILLA DEL VALLE Y LOS
REGISTROS MÁS
MERIDIONALES DE ESPECIES DE
MICROMAMÍFEROS DE CLIMAS
FRÍOS EN LA PENÍNSULA
IBÉRICA**

9. LOS YACIMIENTOS DE PINILLA DEL VALLE Y LOS REGISTROS MÁS MERIDIONALES DE ESPECIES DE MICROMAMÍFEROS DE CLIMAS FRÍOS EN LA PENÍNSULA IBÉRICA

9.1. Introducción

Uno de los aspectos de interés biogeográfico que presentan los yacimientos de Pinilla del Valle es que en ellos se han encontrado algunos de los registros más meridionales de especies de micromamíferos que en la actualidad viven mucho más al norte y al este en el continente europeo, en donde las condiciones climáticas son más frías que las que existen en la península. Es el caso del topillo nórdico (*Microtus oeconomus*), el topillo de estepa (*Microtus gregalis*) y la pika (*Ochotona* cf. *pusilla*). En los siguientes artículos (Laplana *et al.*, 2015, 2016) se detalla la procedencia de los restos de estas especies en los yacimientos de Pinilla del Valle, se describe el contexto estratigráfico y cronológico de los hallazgos y se realiza una interpretación climática preliminar de las condiciones ambientales que existieron en el valle alto del río Lozoya cuando estos organismos lo habitaron. Se plantean también cuáles fueron las condiciones paleoclimáticas y paleogeográficas que pudieron favorecer la entrada de estas especies en la península ibérica en el momento en que esta se produjo.

En la discusión posterior, profundizamos en los cambios que experimentó el área de distribución geográfica en la península ibérica del topillo nórdico desde su entrada en este territorio a finales del Pleistoceno Medio hasta su extinción en el Holoceno reciente, como ejemplo del comportamiento biogeográfico de este tipo de micromamíferos. En el anexo VI se realiza una descripción del material de *M. oeconomus malei* de la Cueva del Camino para justificar su identificación. La descripción del material de *M. oeconomus* de la Cueva de la Buena Pinta se encuentra en Laplana *et al.* (2016).

9.2. Artículo 4: Laplana, C., Sevilla, P., Arsuaga, J. L., Arriaza, M. C., Baquedano, E., Pérez-González, A. y López-Martínez, N. (2015). How far into Europe Did Pikas (Lagomorpha: Ochotonidae) Go during the Pleistocene? New Evidence from Central Iberia. PLoS One, 10 (11): e0140513:1-17.

RESEARCH ARTICLE

How Far into Europe Did Pikas (Lagomorpha: Ochotonidae) Go during the Pleistocene? New Evidence from Central Iberia

César Laplana^{1*}, Paloma Sevilla², Juan Luis Arsuaga^{2,3}, Mari Carmen Arriaza^{4,5}, Enrique Baquedano^{1,5}, Alfredo Pérez-González⁶, Nieves López-Martínez^{2†}

1 Museo Arqueológico Regional de la Comunidad de Madrid, Alcalá de Henares, Madrid, Spain, **2** Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, Spain, **3** Centro Mixto UCM-ISCIII de Evolución y Comportamiento Humanos, Madrid, Spain, **4** Departamento de Geología, Geografía y Medio Ambiente, Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares, Spain, **5** Instituto de Evolución en África (IDEA), Madrid, Spain, **6** Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH), Burgos, Spain

† Deceased.

* cesar.laplana@gmail.com



OPEN ACCESS

Citation: Laplana C, Sevilla P, Arsuaga JL, Arriaza MC, Baquedano E, Pérez-González A, et al. (2015) How Far into Europe Did Pikas (Lagomorpha: Ochotonidae) Go during the Pleistocene? New Evidence from Central Iberia. PLoS ONE 10(11): e0140513. doi:10.1371/journal.pone.0140513

Editor: Riccardo Castiglia, Università degli Studi di Roma La Sapienza, ITALY

Received: April 1, 2015

Accepted: September 25, 2015

Published: November 4, 2015

Copyright: © 2015 Laplana et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: All relevant data are within the paper.

Funding: This research was funded by the Madrid Regional Government's Consejería de Educación I+D activities programme for research groups (project number S2010/BMD-2330), and also by the Museo Arqueológico Regional de la Comunidad de Madrid and Grupo Mahou. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Abstract

This paper reports the first find of pika remains in the Iberian Peninsula, at a site in central Spain. A fragmented mandible of *Ochotona* cf. *pusilla* was unearthed from Layer 3 (deposited some 63.4±5.5 ka ago as determined by thermoluminescence) of the Buena Pinta Cave. This record establishes new limits for the genus geographic distribution during the Pleistocene, shifting the previous edge of its known range southwest by some 500 km. It also supports the idea that, even though Europe's alpine mountain ranges represented a barrier that prevented the dispersal into the south to this and other taxa of small mammals from central and eastern Europe, they were crossed or circumvented at the coldest time intervals of the end of the Middle Pleistocene and of the Late Pleistocene. During those periods both the reduction of the forest cover and the emersion of large areas of the continental shelf due to the drop of the sea level probably provided these species a way to surpass this barrier. The pika mandible was found accompanying the remains of other small mammals adapted to cold climates, indicating the presence of steppe environments in central Iberia during the Late Pleistocene.

Introduction

It is well known that the succession of glacial and interglacial periods of the Pleistocene had a decisive impact on the distribution of mammals [1–5]. The pulsating expansion of the tundra-steppe biome well into Europe during the cold phases of the Pleistocene gave some species the opportunity to expand their previous distributions from central Asia into Europe. Such was the case of pikas (genus *Ochotona*), a group of small lagomorphs belonging to the family Ochotonidae. Pikas comprise 30 extant species mostly distributed in Asia, except for two species

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

which can be found in North America [6]. According to their ecological preferences, two different groups of pikas can be recognized, rock-dwelling and meadow or steppe-dwelling [6].

The fossil record of *Ochotona* in Europe comprises at least three fossil taxa [7], recorded between the Late Pliocene and Early Pleistocene, as well as Middle Pleistocene to Recent fossil occurrences assigned to the living species *Ochotona pusilla* [8]. This last species, known as the steppe pika, was the mostly widespread pika during the Pleistocene, in particular during the cold phases of the Late Pleistocene when it extended its range into western Europe, reaching as far as the British Isles and the northern slopes of the Pyrenees [8–12]. Until now, no pika fossils were known from the Iberian Peninsula. This paper reports the first record for a pika in Spain found in the Buena Pinta Cave at Pinilla del Valle (Madrid Region). The find represents the currently known furthest expansion of the genus towards the southwest in its entire evolutionary history—an important record to accompany the few known for the genus in the peninsulas of the Mediterranean.

Geographic and Geological Setting

The Buena Pinta Cave (one of the Calvero de la Higuera sites) is situated in the narrow Lozoya (or Paular) High Valley. Located 55 km north of Madrid, this SW-NE oriented valley occupies some 300 km² within the Spanish Central System (the Sierra de Guadarrama Mountains; Fig 1). The valley floor lies at an altitude of 1000–1100 m. The enclosing peaks can reach over 2000 m; the highest is the Pico de Peñalara (2428 m) at the valley's southwestern end. The pronounced altitudinal gradient and the area's abundant rainfall together allow for a wide diversity of habitats, and consequently a rich flora and fauna. Indeed, the valley has 41 mammalian species (leaving out domestic forms and species that have become extinct in historic times through human action) [13], a figure distinctly higher than the mean for continental Spain [14]. Such exceptional ecological characteristics led the head of the Lozoya Valley to be declared a Natural Park in 1990, and recently in 2013 it was included in the Sierra de Guadarrama National Park. Similar high species richness occurred in the Middle and Late Pleistocene in this valley, as evidence by the fossil record preserved in the Calvero de la Higuera sites [15,16].

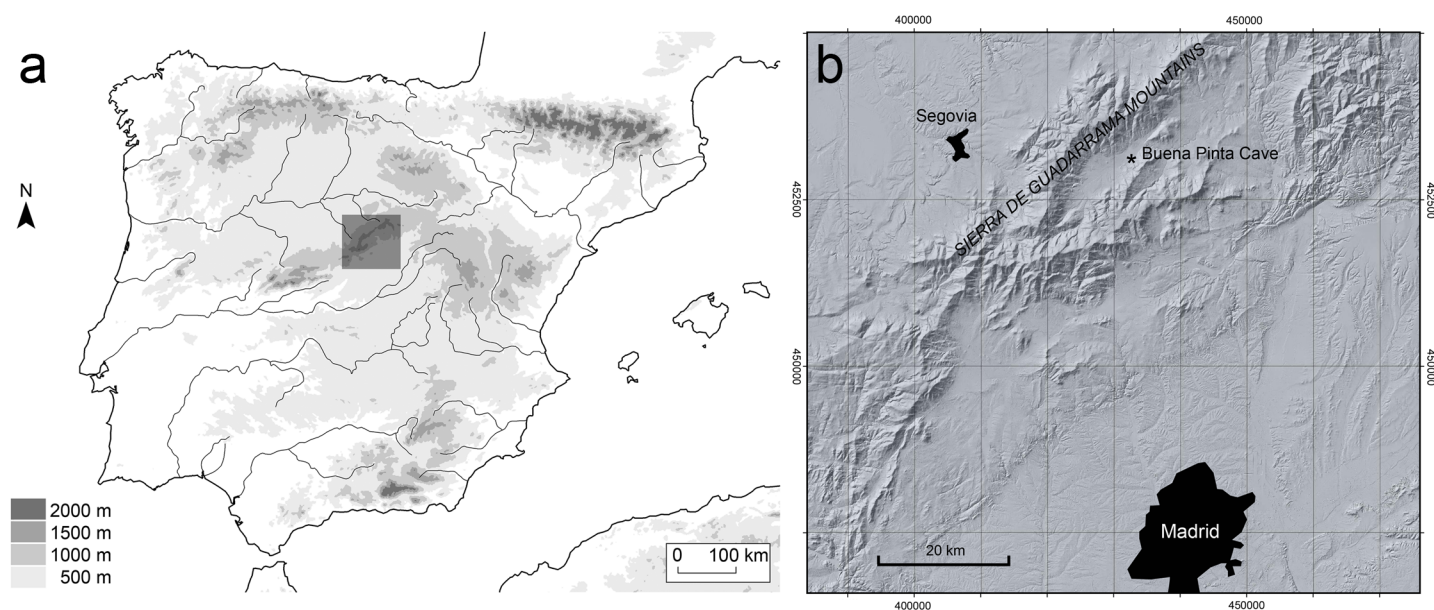


Fig 1. Location of the Buena Pinta Cave. (A) Map of the Iberian Peninsula, the dark rectangle marks the area enlarged in Fig 1B. (B) Digital terrain model of the area surrounding the site, with indication of the situation of Buena Pinta Cave.

doi:10.1371/journal.pone.0140513.g001

The Buena Pinta Cave was discovered in 2003 while conducting a survey in the area as part of a project to search for the earliest human settlements in central Iberia [17]. This small cave lies slightly above the bottom of the valley at an altitude of 1105 m. Its geographic coordinates are 40° 55' 23.2" N, 3° 48' 29.7" W (datum WGS84). It is completely filled with sediments of complex stratigraphy, and connected to the nearby Des-Cubierto Cave system (another site of karstic origin) through an equally sediment-filled gallery.

The Buena Pinta Cave sediments appear as three distinct units [18]. The upper unit (Layer 1), consists of clay and sand sediments up to 1.80 m thick; these are greyish in colour and contain carbonate clasts. The C14 AMS (2 sigma) values for this unit range from 5740–5610 years cal. BP at the base, to 1940–1800 years cal. BP at the top [19]. Underneath lies a set of sediments at least 2 m thick, consisting of a mixture of orange coloured sands, silt and clay with occasional carbonate clasts. Four approximately horizontal stratigraphic layers have been recognised in this unit, numbered 2–5 from top to bottom (Fig 2). Thermoluminescence dating performed on a sediment sample from Layer 3 has returned an age of 63.4 ± 5.5 ka, placing this set of layers in the middle of the Late Pleistocene, within Marine Isotope Stage (MIS) 4 or the beginning of MIS 3 [18]. At the northwestern wall of the site, clast-supported conglomerates and bone breccias outcrop, which represent the oldest filling of the cavity. Particularly, according to its rodent taxa content (e.g., *Microtus brecciensis* and *Microtus vaufreyi*; [20]), the age of the northern wall can be dated to the second half of the Middle Pleistocene.

All the layers of this site are rich in bone remains of both large and small vertebrates. The pika remain described in this paper comes from Layer 3, where it formed part of a rich assemblage containing at least 34 small mammal species: *Arvicola sapidus*, *Arvicola amphibius* s. l., *Microtus arvalis*, *Microtus agrestis*, *Microtus cabreræ*, *Microtus* sp. gr. *M. duodecimcostatus*-*M. lusitanicus*, *Microtus oeconomus*, *Microtus gregalis*, *Chionomys nivalis*, *Myodes glareolus*, *Pliomys coronensis* (= *P. lenki*), *Apodemus* gr. *sylvaticus*-*flavicollis*, *Allocricetus bursae*, *Eliomys quercinus*, *Sciurus vulgaris*, *Marmota marmota*, *Castor fiber*, *Oryctolagus cuniculus*, *Lepus* sp., *Erinaceus europaeus*, *Erinaceus* sp., *Sorex minutus*, *Sorex granarius*, *Neomys anomalus*, *Crociodura* sp., *Galemys pyrenaicus*, *Talpa occidentalis*, *Talpa europaea*, *Miniopterus schreibersii*,

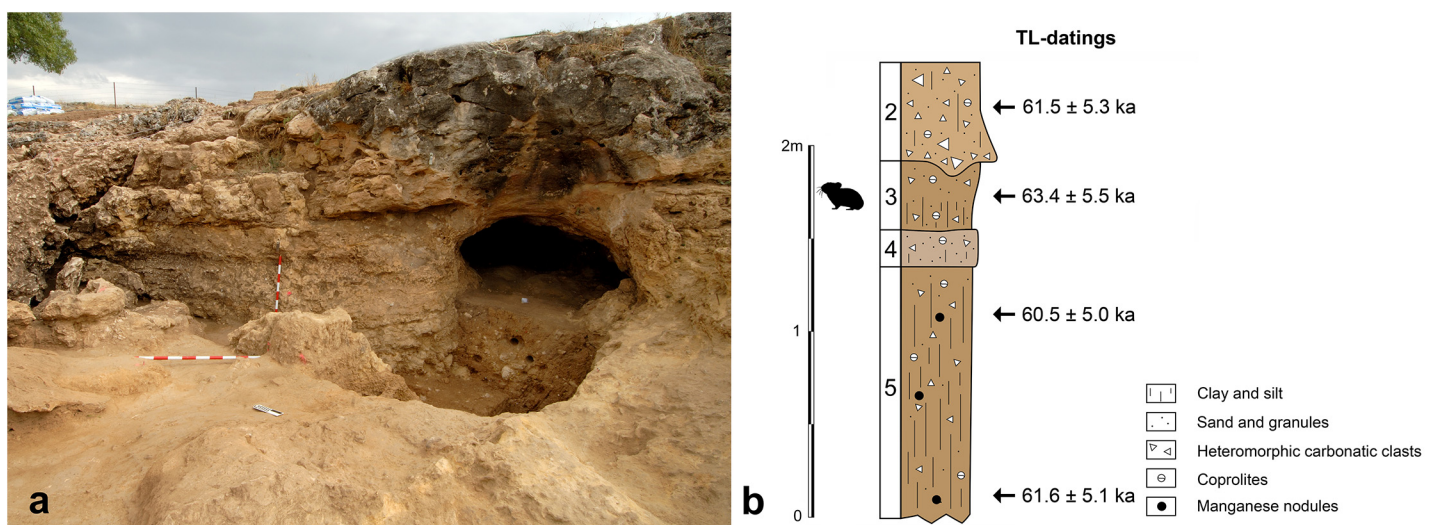


Fig 2. Stratigraphy and datings of the Buena Pinta Cave. (A) Picture of the current area of excavations at the external chamber of the cave and at the entry to the gallery. (B) Stratigraphy of the external chamber of the cave, with indication of the provenance of the samples of sediment dated by thermoluminescence, and resulting datings (Dating and Radiochemistry Laboratory, Autonomous University of Madrid). The silhouette of a pika indicates the layer where the mandible of *O. cf. pusilla* was identified.

doi:10.1371/journal.pone.0140513.g002

Myotis sp., *Myotis myotis/oxygnathus*, *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus hipposideros*, and *Rhinolophus euryale/mehelyi* [16,21]. *Microtus arvalis* dominates the assemblage, followed by *Microtus* sp. gr. *M. duodecimcostatus*-*M. lusitanicus* and *Microtus* gr. *agrestis*; indeed, these three vole species account for some 80% of the small mammal fossils collected from this layer. In addition to these rodents, the layer also contains darker-coloured (probably manganese oxide-stained) remains of the fossil taxa *M. brecciensis* and *M. vaufreyi* reworked from the breccias and conglomerates of the northern wall (the oldest unit). These species appear in low proportion (<1%) in this layer, but in the lower part of Layer 5 they reach proportions of 10–40% [16].

The number of small mammal species represented in Layer 3 makes it one of the largest assemblages described for a Late Pleistocene site in Iberia. Similar numbers have only been reported for a few sites of similar age in the Cantabrian region (one of the richest ecological regions of the Iberian Peninsula) [22]. The three vole species (*M. arvalis*, *M. sp. gr. M. duodecimcostatus*-*M. lusitanicus* and *M. gr. agrestis*) dominating the assemblage indicate that, during the formation of Layer 3, the landscape was mainly one of open spaces and grassland. This interpretation is also supported by the presence in the assemblage of other vole species (*M. gregalis*, *M. oeconomus*), the marmot, and the extinct hamster *A. bursae*. However, patches of forest must also have existed near the cave, as shown by the presence of a few *My. glareolus* and squirrel remains. Furthermore, the available pollen data [19] also indicate a cold, dry environment dominated by grassland.

Material: Description and Identification

The pika remain found in the Buena Pinta Cave, a 1.1 cm-long fragment of a right mandible, was recovered from grid unit L51 in Layer 3, at a depth of 210–220 cm. The fragment (inventory number MAR 2008/29/CBP/L51/3/175) is currently stored at the *Museo Arqueológico Regional de la Comunidad de Madrid* and consists of the corpus region of the mandible, preserved from the p4 alveolus through to the beginning of the ascending ramus (Fig 3). All the cheek-teeth except for p3 were standing in their corresponding alveoli. The length of the tooth row, measured on the occlusal view from the anterior part of p4 to the posterior part of m3, is 5.66 mm. The height of the mandibular corpus, taken under m2 is 4.98 mm, and its width at this same point is 2.88 mm. No further measurements could be taken on the mandible, due to its fragmentary state, but its maximal width at p4 has been estimated to be larger than 2.89 mm.

The discovered pika mandible is easy to distinguish from those of recent and Late Pleistocene lagomorphs of the Iberian Peninsula (Fig 4). Those of the Leporidae, represented by the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) and several hare species (*Lepus europaeus*, *Lepus granatensis*, *Lepus castroviejoi* and *Lepus timidus*) are considerably larger; the mandibles of early juveniles might be similar in size to that of an adult pika, but the presence of deciduous teeth or unworn permanent teeth in the former make their distinction simple. The lower dentition of leporids also differs from that of ochotonids by the m3 possessing two lobes rather than one (Fig 4). Moreover, in leporids, the two lobes of the lower molariform teeth (excluding m3) are connected by a lingual enamel bridge, whereas in ochotonids they are clearly separate.

The Prolagids are other lagomorphs that inhabited Iberia during the Pleistocene, represented by the single genus *Prolagus* (it should be noted that some authors consider them to belong to the family Ochotonidae (see [23,24], among others)). The latest records for *Prolagus* in continental Europe are those of the Cueva del Higuérón (Málaga, Spain) and Cova de Gracia (Barcelona, Spain) sites, both dated to the Middle Pleistocene [25]. Though the lower dental pattern in *Prolagus* is similar to that of *Ochotona*, three main differences can be seen: the

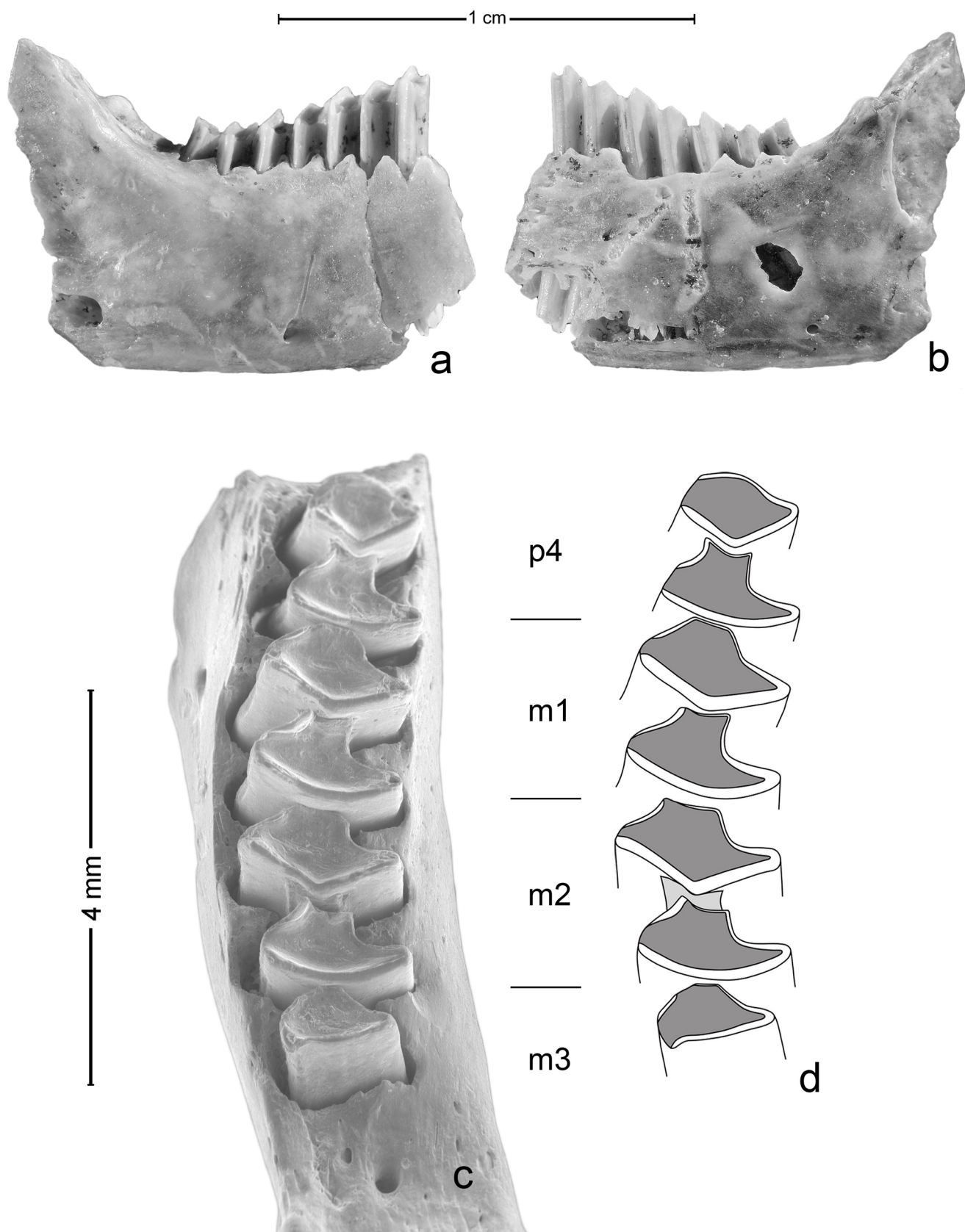


Fig 3. Fragment of a mandible from *Ochotona cf. pusilla* from Layer 3 of the Buena Pinta Cave. (A) Buccal view. (B) Lingual view. (C) SEM image of the teeth in occlusal view. (D) Sketch of the tooth enamel pattern.

doi:10.1371/journal.pone.0140513.g003

presence of continuous enamel around both lobes of each tooth in *Prolagus* (see [26]), the absence of m3 in this same genus, and the presence of a third lobe in the m2 of *Prolagus* (instead of the typical two lobes of other lagomorphs).

The teeth preserved in the mandible from Buena Pinta Cave here described show the typical morphological pattern observed in ochotonids (see [26]), i.e., they have two lobes (the antero-flexid and postflexid lobes, respectively known as the trigonid and talonid lobes in some papers), except for m3, which has only one. In all teeth the enamel is thinner in the anterior part of the lobes, thicker in the posterior part, and absent on the lingual side. The same pattern can be seen in the *Ochotona* specimen discussed by Chaline [27] and in *O. pusilla* [28].

Given the missing p3, an element of high diagnostic value in lagomorphs, the specific identification is more difficult to address. *O. pusilla* is the only pika species known to have inhabited western Europe during the Late Pleistocene [8]. The size of the mandible from Buena Pinta Cave falls within the range of variation observed in *O. pusilla*, both in recent and fossil material (Fig 5). Teeth other than the p3 are usually considered of low diagnostic value, and few biometric data are available for comparisons (Table 1). Measurements of the teeth of *O. pusilla* from Mamutowa Cave (Poland) [29], one of the few localities from which these data are known, are very similar to those from the mandible of Buena Pinta Cave. Thus, most of the measurements of the teeth of Buena Pinta Cave fall within the range of variation of the polish sample and only two parameters (length of m2 and width of m3) are slightly over their maximum values. However, these small differences may be due to the wide range of variation *O. pusilla* displayed during the Late Pleistocene in the length of the lower cheek teeth row as pointed out by Fladerer [30]. Compared to Early Pleistocene European fossil pikas (Table 1), the first and second lower molars of the mandible of Buena Pinta Cave are larger and fall out of the range of variation of both *O. polonica* from Zamkowa Dolna Cave (the type-locality of this species) [31] and *O. dehmi* from Schernfeld (the type-locality of this species) [32], although in the last case the sample is so small that little significance can be given to differences found when compared with other samples.

Thus, despite the absence of the p3 in the Buena Pinta Cave mandible, it has been ascribed to *O. cf. pusilla* since *O. pusilla* is the only pika species known to have inhabited western Europe during the Late Pleistocene and because both the morphology and the size of the fossil mandible and teeth coincide with those of recent and fossil *O. pusilla*.

Discussion: the Biogeographical Significance of the Presence of a Pika in the Buena Pinta Cave

Evidence exists that several species of pikas of the genus *Ochotona* were present in Europe since the Pliocene and, during the Pleistocene, usually coinciding with cold episodes [33]. However, records are quite rare until the Middle Pleistocene, though the largest number of records is for the Late Pleistocene. During this time, *O. pusilla* extended to occupy most of France (including its Atlantic coast) [8,10,34], and even southern and central Britain, although it never reached Ireland [11,35] (Fig 6). Towards the south, it reached the mountain ranges that form the northern limit of the Mediterranean peninsulas (Table 2). It arrived at the Balkan and Dinaric mountains of the Balkan Peninsula during the Late Pleistocene [10,36] and even reached the Pindus Mountains of Greece, where a record from Arnissa [37] is the southernmost for the species in Europe. In the Italian Peninsula it inhabited the northern and southern

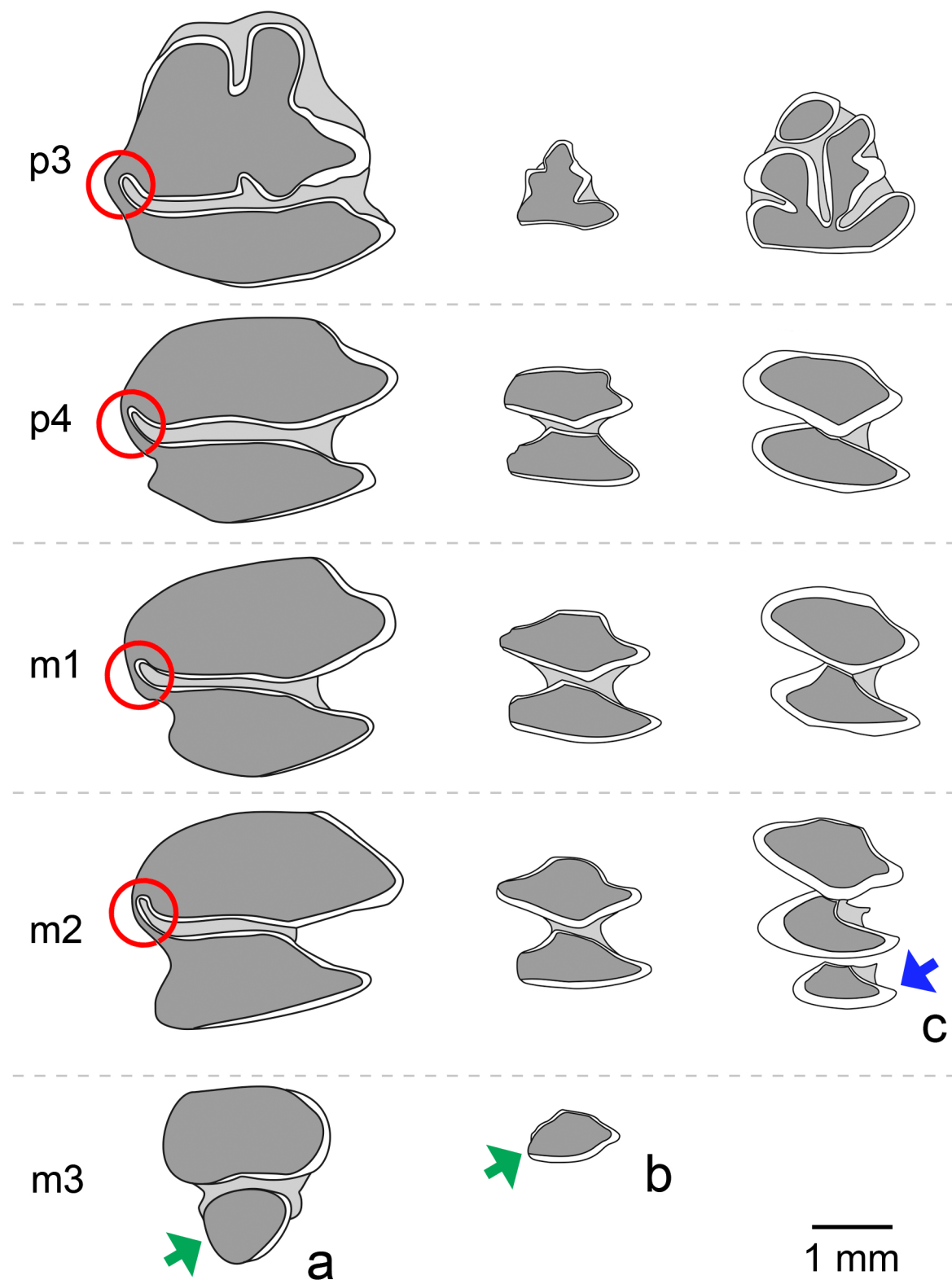


Fig 4. Comparison of the occlusal morphology of lower cheek-teeth of Leporidae, Ochotonidae, and Prolagidae. Leporidae (A) are represented by *Oryctolagus cuniculus* (redrawn from [87]), Ochotonidae (B) are represented by *Ochotona* sp. (redrawn from [88]), and Prolagidae (C) are represented by *Prolagus* sp. (redrawn from [25]). Red circles indicate dentine bridges connecting anterior and posterior lobes in Leporidae; green arrows indicate the presence of one or two lobes in m3 of Leporidae and Ochotonidae respectively; the blue arrow indicates the presence of three lobes in m2 of Prolagidae.

doi:10.1371/journal.pone.0140513.g004

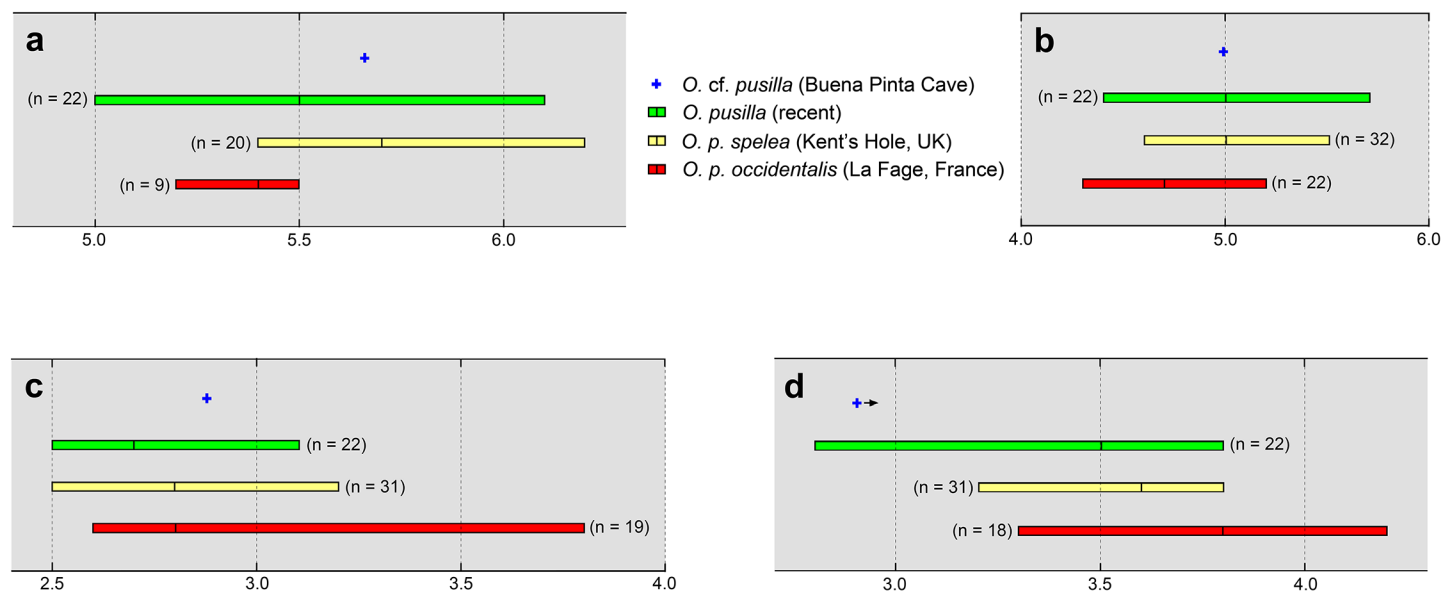


Fig 5. Comparison of the measurements of the jaw of *O. cf. pusilla* from Buena Pinta Cave with other recent and fossil samples of *O. pusilla*. (A) Coronar length of p4-m3. (B) Mandible height at m2. (C) Mandible width at m2. (D) Mandible width at p4. Data from the recent and fossil samples come from [12]. All the measurements are in millimetres.

doi:10.1371/journal.pone.0140513.g005

slopes and foothills of the Alps, the Riparo Tagliente site [38] providing the southernmost record for this region.

The Buena Pinta Cave finding is the first record for a pika in Iberia. As such, it marks a considerable increase in the southwestern European range of the genus *Ochotona* during the Pleistocene. Buena Pinta Cave is located at the centre of this Peninsula, over 500 km from the until-now most southwestern record for the species. There is good evidence that pikas (*O. pusilla*) were present in southern France at least from the middle of the Middle Pleistocene (records are known from Layers P, L and K of the Caune de l'Arago site dating to MIS14-MIS12 [39,40])

Table 1. Measurements of the lower teeth (p4 to m3) of *O. polonica* (Zamkowa Dolna Cave, Poland; Early Pleistocene [31]), *O. dehmi* (Schernfeld, Germany; Early Pleistocene [32]), *O. pusilla* (Mamutowa Cave, Poland; Late Pleistocene [29]) and *O. cf. pusilla* from Buena Pinta Cave. (tr: trigonid; tl: talonid).

	<i>O. polonica</i>				<i>O. dehmi</i>				<i>O. pusilla</i>				<i>O. cf. Pusilla</i>
	Zamkowa Dolna Cave				Schernfeld				Mamutowa Cave				Buena Pinta Cave
	n	mean	range	sd	n	mean	range	sd	n	mean	range	sd	
Lp4	4	1.35	1.14–1.44	0.14	-	-	-	-	8	1.36	1.28–1.43	0.06	1.34
Wp4tr	4	1.34	1.24–1.44	0.10	-	-	-	-	6	1.31	1.21–1.43	0.08	1.25
Wp4tl	4	1.51	1.37–1.59	0.10	-	-	-	-	7	1.55	1.47–1.66	0.07	1.50
Lm1	7	1.45	1.34–1.57	0.09	-	-	-	-	11	1.55	1.46–1.68	0.06	1.64
Wm1tr	6	1.44	1.21–1.60	0.14	-	-	-	-	11	1.60	1.43–1.71	0.09	1.63
Wm1tl	6	1.51	1.34–1.65	0.13	-	-	-	-	11	1.59	1.50–1.73	0.08	1.62
Lm2	7	1.41	1.29–1.52	0.09	2	1.55	1.55–1.55	0.00	11	1.54	1.43–1.64	0.06	1.67
Wm2tr	7	1.47	1.32–1.62	0.12	2	1.57	1.50–1.65	1.11	11	1.57	1.43–1.74	0.10	1.69
Wm2tl	6	1.42	1.27–1.55	0.12	-	-	-	-	10	1.49	1.31–1.58	0.09	1.52
Lm3	3	0.56	0.47–0.69	0.12	-	-	-	-	10	0.58	0.51–0.64	0.03	0.62
Wm3	3	1.06	0.95–1.25	0.17	-	-	-	-	9	1.01	0.87–1.11	0.07	1.14

doi:10.1371/journal.pone.0140513.t001



Fig 6. Map of Europe showing the southernmost and westernmost Late Pleistocene sites with remains of *Ochotona*. Sites are listed as in Table 2. Source of the satellite image: <http://www.geoportail.gouv.fr/> (public domain).

doi:10.1371/journal.pone.0140513.g006

until the end of this period (Layer XVIII of the Baume Moula-Guercy dating to MIS6 [41]) and throughout the Late Pleistocene from the end of MIS5 (with records from Portel-Ouest [42,43]) to the Late Pleistocene–Holocene transition (from Pont d’Ambon [42]). The French records closest to the Buena Pinta Cave are from Bédailhac [44] and Portel-Ouest [43] (end of the Late Pleistocene) on the northern slopes of the Pyrenees. Despite the proximity of these records to the Iberian Peninsula, it is remarkable the complete absence of pikas in its northern half. Although numerous Late Pleistocene sites in the Cantabrian and Pyrenean region have extended stratigraphic sequences, and detailed studies of their small vertebrate assemblages have been conducted (see reviews in [22,45,46]), no pika remains have ever been reported. Certainly, these sites contain the remains of other immigrant species from northeastern Europe and central Asia such as *Microtus gregalis*, *Microtus oeconomus*, *Sicista betulina* and *Lepus timidus* [22,47,48,49], but they provide no evidence that pikas came with them. However, a careful review of the lagomorph material from the northern sites of the Iberian Peninsula

Table 2. List of southernmost and westernmost Late Pleistocene sites in Europe with remains of *Ochotona*. Sites are listed according to their longitude, from east to west.

Country	Site	Number in map	Reference	Original identification
Bulgaria	Mecha Dupka near Stoilovo	1	[57]	<i>Ochotona</i> cf. <i>pusilla</i>
	Bacho Kiro	2	[58]	<i>Ochotona</i> sp.
	Temnata Dupka Cave 16	3	[59]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Mecha Dupka near Zhelen	4	[60]	<i>Ochotona</i> sp.
	Kozarnika	5	[61]	<i>Ochotona</i> sp.
	Redaka II	6	[62]	<i>Ochotona pusilla</i>
Serbia	Vrelska Cave	7	[63]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Mala Balanica	8	[64]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Baranica	9	[65]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Vasiljska Cave	10	[66]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Mirilovska Cave near Cuprija	12	[67]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Smolucka Cave	13	[36]	<i>Ochotona pusilla</i>
Greece	Armissa	11	[37]	<i>Ochotona pusilla</i>
Bosnia Herzegovina	Upper Bijambar Cave	14	[10]	<i>Ochotona pusilla</i>
Croatia	Kamenika	15	[68]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Eastern Cave of Brina	18	[69]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Vindija Cave	19	[69]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Sandalja I	27	[69]	<i>Ochotona pusilla</i>
Austria	Allander Tropfsteinhöhle	16	[70]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Mehlwurmhöhle	17	[71]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Knochenhöhle near Kapellen	20	[72]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Schusterlucke	21	[73]	<i>Lagomys pusillus fossilis</i>
	Willendorf	22	[74]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Grosse Ofenberghöhle	23	[75]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Grosse Badhöhle	24	[76]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Grosse Peggauerwandhöhle	25	[77]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Luegloch near Köflach	26	[78]	<i>Ochotona pusillus</i>
Italy	Riparo Tagliente	28	[37]	<i>Ochotona</i> sp. cf. <i>O. pusilla</i>
Switzerland	Schweizerbild	29	[79]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Risliisberghöhle	30	[80]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Ettingen	31	[81]	<i>Lagomys pusillus</i>
France	L'Abri de la Fru	32	[82]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Le Campalou	33	[82]	<i>Ochotona pusilla</i>
	La Garenne	34	[82]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Baume de Moula-Guercy	35	[40]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Grotte de Bédailhac	36	[44]	<i>Ochotona</i> sp.
	Brèche de Montmorency	37	[83]	<i>Lagomys pusillus</i>
	La Madeleine	38	[84]	<i>Lagomys pusillus</i>
	L'Abri Vaufray	39	[85]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Roc-en-Pail	40	[86]	<i>Ochotona pusilla</i>
Great Britain	Igham Fissures	41	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Nazeing	42	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Robin Hood's Cave	43	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Tom Tivey's Hole	44	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Rowberrow Cavern	45	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Chelme's Combe	46	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>

(Continued)

Table 2. (Continued)

Country	Site	Number in map	Reference	Original identification
	Cough's Cave	47	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Sun Hole	48	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Soldier's Hole	49	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Aveline's Hole	50	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Bridged Pot	51	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Badger Hole	52	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Helsfell Cave	53	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Merlin's Cave	54	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Great Doward Cave	55	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>
	King Arthur's Cave	56	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Symond's Yat East	57	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Cavall's Cave	58	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Wolf Den	59	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Hutton Cave	60	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Wolf's Cave	61	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Happaway Cave	62	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Broken Cavern	64	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>
	Cow Cave	65	[11]	<i>Ochotona pusilla</i>
Spain	Cueva de la Buena Pinta	63	Current paper	<i>Ochotona cf. pusilla</i>

doi:10.1371/journal.pone.0140513.t002

would be worthwhile since pikas may have been taken for juvenile rabbits. Rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) are very common in Iberian sites and well represented throughout the Pleistocene, and though the morphological and biometric differences between adult rabbits and pikas are ample, juvenile rabbits overlap in size with adult pikas, thus enabling misidentification.

At the Buena Pinta Cave, the intensive effort undertaken in sampling the small vertebrates of the site led to the recovery of more than 250,000 small vertebrate fossils over 11 excavation campaigns. This allowed even the least abundant taxa in the material to be detected. The finding of the single fossil of *O. cf. pusilla* was the consequence of the careful analysis of the several thousand lagomorph remains (mostly of *O. cuniculus*) obtained.

The distribution pattern of pikas in southern Europe during the Late Pleistocene suggests the continent's alpine mountain ranges acted as dispersal barriers; only on a few occasions did pikas succeed in crossing or circumventing them to reach the peninsulas of the Mediterranean. Fig 6 shows that most of the southernmost records of *Ochotona* in the continent during the Late Pleistocene are located on the northern slopes of the alpine mountain ranges, and only some of them (Arnissa in Greece, Eastern Cave of Brina and Sandalja in Croatia, Riparo Tagliente in Italy and Buena Pinta Cave in Spain) are on their southern slopes or more to the south. The role these mountain ranges had as geographic barriers was probably not strictly due to the mountains themselves, but to the forests that developed around them or on their slopes, that acted as effective ecological barriers to species adapted to open steppe landscapes. During the coldest periods of the Late Pleistocene, however, the combined effect of the reduction of forest cover and the emersion of large areas of the continental shelf due to the drop in sea level, provided steppic small mammals such as the steppe pika (the only pika species known to have inhabited western Europe during the Late Pleistocene) a unique opportunity to avoid these habitats and enter into the mediterranean peninsulas. Concerning the Pyrenees, Fig 7 compares the changes inferred for the sea level of the Mediterranean during the Late Pleistocene [50] and in atlantic forests development of in the northern part of the Iberian Peninsula as

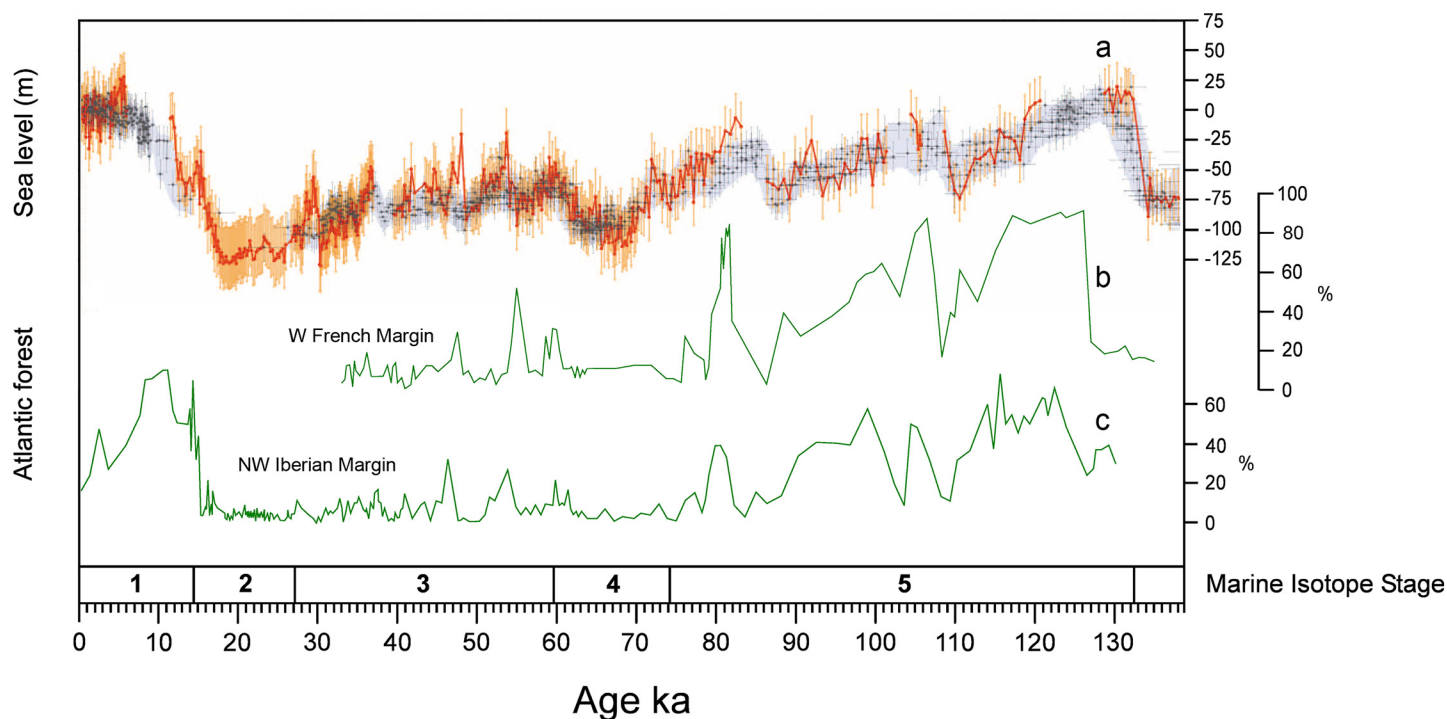


Fig 7. Changes of sea level (RSL) values in the Mediterranean, and Atlantic forest development in southern France and north of the Iberian Peninsula during the last 135 ka. (A) RSL at Gibraltar; (B) Fluctuations of Atlantic forest development in southwestern France based on pollen record from deep-sea core MD04-2845 (136–30 ka), at 45°N, 05°W; (C) Fluctuations of Atlantic forest development in the northwest of the Iberian Peninsula based on the pollen record from deep-sea cores MD99-2331 (131–14 ka) and MD03-2697 (14–0 ka) at 42°N, 09°W. Fig 7A reprinted from [50], with permission from Elsevier. Fig 7B and 7C reprinted from [51] with permission from Macmillan Publishers Ltd.

doi:10.1371/journal.pone.0140513.g007

inferred from the pollen record from three different deep-sea cores (MD04-2845 drilled in the Bay of Biscay; MD95-2331 and MD03-2697 drilled in the northwest Iberian margin) [51]. These two conditions (the reduction of the importance of Atlantic forests and low sea levels) were particularly pronounced at the end of MIS6 and from the beginning of MIS4 until the end of MIS2 (though important fluctuations occurred during MIS3). It is during MIS6 when immigrant taxa from the northeast of Europe are first recorded in the Iberian Peninsula. Until then, and therefore for the most part of the Middle Pleistocene, there is no record in the Iberian Peninsula of these cold environment, northeastern European small mammal species (*Microtus oeconomus*, *Microtus gregalis*, *Chionomys nivalis*, *Spermophilus citellus*, *Spermophilus major*, *Sicista betulina*, *Lepus timidus*, *Ochotona pusilla*). The earliest record of this group of species in Iberia is that of *M. oeconomus* and *Sicista betulina* from MIS6 lowermost layer in Lezetxiki II [52]. But it is from MIS4 onwards when more of these taxa start to become frequent and varied in Iberian sites. For instance, to this period belong the earliest records of *C. nivalis* in the Iberian Peninsula (layers X and XI of Cueva de la Carihuela [53]; south sector in Cueva del Camino [15]); or those of *M. gregalis* and the single record of *O. cf. pusilla* referred to in this paper. Records become increasingly abundant in MIS3 and MIS2 [46]. It is unclear why the entry of these species was delayed until the Late Pleistocene and did not happen in any of the previous cold episodes of the Middle Pleistocene during which some of them had already reached southern France. Some authors [54] have suggested that the north of the Iberian Peninsula during the Middle Pleistocene (500–200 ka) was characterized by highly stable ecological conditions during which no relevant changes took place in vegetation landscapes, favouring that the Pyrenees acted then as an effective ecological barrier.

Layer 3 of the Buena Pinta Cave, where the pika mandible was found, was deposited some 63.4 ± 5.5 ka ago. Thus it does not belong to MIS2, i.e., the period in which mammalian species well adapted to cold climates were most common in the Iberian Peninsula [55]. Rather, it belongs to an earlier moment within MIS4 or the beginning of MIS3. In this layer, it is accompanied by other cold-adapted small mammals such as *M. oeconomus*, *M. gregalis* or *Ma. mar-mota*. The cave's records for these species are either the southernmost or among the most southerly for Late Pleistocene Europe. The occurrence of a pika together with other cold-adapted small mammals suggests the development of steppe landscapes in the interior of the Iberian Peninsula during the Late Pleistocene. This agrees with the interpretations of pollen analyses for cave sites of similar age in central Spain e.g., Cueva de los Torrejones [56] (although the considerably smaller microvertebrate sample size in this site means cold-adapted small mammals are less well represented).

Conclusions

The present pika mandible fragment found in Layer 3 (age 63.4 ± 5.5 ka) of the Buena Pinta Cave increases by 500 km the known southwestern limit of *Ochotona* in Europe during the Pleistocene. An important diagnostic dental element in ochotonids, p3, is missing from the fossil found at Buena Pinta Cave, but the morphology and size of its remaining features are all in line with those of *O. pusilla*, the only pika species known to have inhabited Europe during the Late Pleistocene. The fossil is therefore ascribed to *O. cf. pusilla*. The absence of pika records from northern Iberia may be a consequence of insufficiently thorough sampling of small mammal assemblages, or of misidentification of its infrequent remains for those of rabbits (which are very common). The co-occurrence of the pika with other cold-adapted species in Layer 3 of the Buena Pinta Cave supports the idea that, during the middle part of the Late Pleistocene, steppe landscapes were present in the interior of the Iberian Peninsula.

Acknowledgments

This research was performed as part of project S2010/BMD-2330 of the Madrid Regional Government's *Consejería de Educación* I+D activities programme for research groups. The study and excavation of the Pinilla del Valle sites were authorised by the *Dirección General de Patrimonio Histórico de la Comunidad de Madrid* and supported by the *Museo Arqueológico Regional (MAR) de la Comunidad de Madrid*, *Grupo Mahou* and *Canal de Isabel II Gestión*. The authors thank the *Parque Nacional de Guadarrama* and the *Ayuntamiento de Pinilla del Valle* for their collaboration. The *Fundación General de la Universidad de Alcalá* managed the funds assigned to the project. This work is also a contribution to project GR58/08-910607 of the Madrid Regional Government, and CGL2009-7896/BTE of the Spanish *Ministerio de Ciencia e Innovación*. Our colleague and contributor to this work prof. Nieves López-Martínez passed away in 2010, the rest of authors would like to dedicate this work to her memory. Margarita Lliso is thanked for her help with illustrations, Mario Torquemada (MAR) for photographic assistance, and Marta Furió and Jorge Alberto (*Museo Nacional de Ciencias Naturales*, Madrid) for their help in acquiring the SEM images. The authors are grateful to all those who have taken part in the *Calvero de la Higuera* excavation campaigns, the PLoS One editor and reviewers, and A. Burton for language and editing assistance.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: CL PS JLA MCA EB APG NLM. Analyzed the data: CL. Contributed reagents/materials/analysis tools: JLA MCA EB APG NLM. Wrote the paper: CL PS.

References

1. Lister AM. The evolutionary response of vertebrates to Quaternary environmental change. NATO ASI Series I 1997; 47: 287–302.
2. Koenigswald W von. Mode and causes for the Pleistocene turnovers in the mammalian fauna of Central Europe. *Deinsea* 2003; 10: 305–312.
3. Sommer RS, Nadachowski A. Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mammal Rev.* 2006; 36: 252–265.
4. Pushkina D. The Pleistocene easternmost distribution in Eurasia of the species associated with the Eemian *Palaeoloxodon antiquus* assemblage. *Mammal Rev* 2007; 37: 224–245.
5. Kahlke R-D. The origin of Eurasian Mammoth faunas (Mammuthus-Coelodonta Faunal Complex). *Quat Sci Rev.* 2014; 96: 32–49.
6. Smith AT. The World of Pikas. In: Alves PC, Ferrand N, Hackländer K, editors. *Lagomorph Biology: Evolution, Ecology and Conservation*. Berlin: Springer-Verlag; 2008. pp. 89–102.
7. Fostowicz-Frelik L. Review of the earliest Central European *Ochotona* (Mammalia: Lagomorpha), with a description of a new species from Poland. *Mammalia* 2008; 72: 71–81.
8. Erbajeva MA. Late Pleistocene small ochotonids of Eurasia with emphasis to the history of *Ochotona pusilla*. In: 6th Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontologists, Abstracts; 2008. pp. 38–40.
9. Erbajeva MA, Mead JI, Alexeeva NV, Angelone C, Swift SL. Taxonomic diversity of Late Cenozoic Asian and North American ochotonids (an overview). *Palaeontol Electron.* 2011; 14, 42A.
10. Malez M. Diffusione del genere *Ochotona* del Pleistocene superiore dell'Europa sudorientale. *Mem Mus civ Stor nat Verona (Fuori Serie)* 1969; 3: 67–74.
11. Fisher CT, Yalden DW. The steppe pika *Ochotona pusilla* in Britain, and a new northerly record. *Mammal Rev.* 2004; 34: 320–324.
12. Erbajeva MA, Montuire S, Chaline J. New ochotonids (Lagomorpha) from the Pleistocene of France. *Geodiversitas* 2001; 23: 395–409.
13. Prieto Cana D, de Lucio JV. Especies y hábitats del Valle Alto del Lozoya: conocimiento actual sobre su estado de conservación. Centro de Investigación de Espacios Naturales Protegidos Fernando González Bernáldez, Serie documentos, 1995; 17: 1–88.
14. Moreno-Rueda G, Pizarro M. Relative influence of habitat heterogeneity, climate, human disturbance, and spatial structure on vertebrate species richness in Spain. *Ecol Res.* 2009; 24: 335–344.
15. Laplana C, Blain HA, Sevilla P, Arsuaga JL, Baquedano E, Pérez-González A. Un assemblage de petits vertébrés hautement diversifié de la fin du MIS5 dans un environnement montagnard au centre de l'Espagne (Cueva del Camino, Pinilla del Valle, Communauté Autonome de Madrid). *Quaternaire*, 2013; 24: 207–216.
16. Laplana C, Sevilla P, Blain HA, Arriaza MC, Arsuaga JL, Pérez-González A, Baquedano E. Cold-climate rodent indicators for the Late Pleistocene of Central Iberia: New data from the Buena Pinta Cave (Pinilla del Valle, Madrid Region, Spain). *C R Palevol.* 2015 Aug 12. doi: [10.1016/j.crpv.2015.05.010](https://doi.org/10.1016/j.crpv.2015.05.010)
17. Baquedano E, Márquez B, Laplana C, Arsuaga JL, Pérez-González A. The archaeological sites at Pinilla del Valle (Madrid, Spain). In: Sala Ramos R, editor. *Pleistocene and Holocene hunter-gatherers in Iberia and the Gibraltar Strait: the current archaeological record*. Burgos: Universidad de Burgos-Fundación Atapuerca; 2014. pp. 577–584.
18. Pérez-González A, Karampaglidis T, Arsuaga JL, Baquedano E, Báez S, Gómez JJ, et al. Aproximación geomorfológica a los yacimientos del Pleistoceno Superior del Calvero de la Higuera en el Valle Alto del Lozoya (Sistema Central Español, Madrid). *Zona Arqueológica* 2010; 13: 403–420.
19. Ruiz Zapata B, Gómez González C, Gil García MJ, Pérez-González A, López-Sáez JA, Arsuaga JL, et al. Evolución de la vegetación durante el Pleistoceno Superior y el Holoceno en el valle alto del río Lozoya. Yacimiento arqueopaleontológico de la cueva de la Buena Pinta (Pinilla del Valle, Sistema Central Español). *Geogaceta* 2008; 44: 83–86.
20. Laplana C, Sevilla P, Blain H-A, Araujo C, Arsuaga JL, Baquedano E, et al. Microvertebrados del nuevo yacimiento "Sondeo Galería" del Calvero de la Higuera (Pleistoceno Medio final, Pinilla del Valle, Madrid). In: Álvarez-Vázquez C, López-Rodríguez I, editors. *XXIX Jornadas de Paleontología, Abstracts book*. Córdoba: Real Jardín Botánico de Córdoba; 2013. pp. 87–88.
21. Laplana C, Sevilla P, Arsuaga JL, López-Martínez N, Blain H-A. Southernmost record of *Ochotona* (Lagomorpha, Mammalia) in Europe. *J Vert Paleontol.* 2009; 29, suppl. to vol. 3: 132A.
22. Sesé C. Aportación de los micromamíferos al conocimiento paleoambiental del Pleistoceno Superior en la Región Cantábrica: Nuevos datos y síntesis. Museo de Altamira, Monografías 2005; 20: 167–200.

23. López Martínez N. Paleobiogeographical history of *Prolagus*, an European ochotonid (Lagomorpha). *Lynx* 2001; 32: 215–231.
24. Angelone C, Sesé C. New characters for species discrimination within the genus *Prolagus* (Ochotonidae, Lagomorpha, Mammalia). *J Paleo* 2009; 83 (1): 80–88.
25. López Martínez N. Revisión sistemática y biostratigráfica de los Lagomorpha (Mammalia) del Terciario y Cuaternario de España. *Mem Mus Paleontol Univ Zaragoza* 1989; 3: 1–342.
26. Koenigswald W von, Anders U, Engels S, Schultz JA, Ruf I. Tooth morphology in fossil and extant Lagomorpha (Mammalia) reflects different mastication patterns. *J Mamm Evol.* 2010; 17: 275–299.
27. Chaline J. Chapitre XI. Les Lagomorphes et les Rongeurs. In: Lavocat R, director. *Faunes et Flores Préhistoriques*. Paris: Éditions N. Boubée & Cie; 1966. pp. 397–440.
28. Chaline J. Le lièvre sifleur ou Chepushka (Ochotonidae, Lagomorpha) dans le remplissage de l'Aven I de La Fage (Corrèze). *Nouv Archs Mus Hist nat Lyon* 1975; 13: 3–15.
29. Popov VV. Middle Pleistocene Small Mammals (Mammalia: Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) from Varbeshnitsa (Bulgaria). *Acta Zool Cracov.* 1988; 31: 193–234.
30. Fladerer FA. Neue Funde von Steppenpfeifhasen (*Ochotona pusilla* Pallas) und Schneehasen (*Lepus timidus* L.) im Spätglazial der Ostalpen. *Mitt Komm Quartärforsch Österr Akad Wiss.* 1992; 8: 189–209.
31. Sych L. Lagomorpha (Mammalia) from the Pliocene and Early Pleistocene of Poland. *Fol Quat.* 1980; 51: 57–64.
32. Erbajeva MA. A new species of Late Pliocene pika (Lagomorpha, Mammalia). *Paleont. J.* 2005; 39: 318–320.
33. Ge D, Wen Z, Xia L, Zhang Z, Erbajeva M, Huang C, et al. Evolutionary History of Lagomorphs in Response to Global Environmental Change. *PLoS ONE* 2013; 8(4): e59668. doi: [10.1371/journal.pone.0059668](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059668) PMID: [23573205](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23573205/)
34. Koby FE. Sur l'extension maximale vers le sud-ouest de quelques représentants de la faune froide würmienne. *Mam Pleist.* 1960; suppl. 1: 101–107.
35. Stuart AJ, van Wijngaarden-Bakker LH. Quaternary vertebrates. In: Edwards KJ, Warren WP, editors. *The Quaternary History of Ireland*. London: Academic Press; 1985. p. 221–249.
36. Dimitrijevic V. The first finding of steppe pika *Ochotona pusilla* Pallas in Szerbia. *Ann Geol Penins Balk.* 1988; 51: 379–389.
37. Mayhew DF Late Pleistocene small mammals from Arnissa (Macedonia, Greece). *Proc K Ned Akad Wet B* 1977; 81: 302–321.
38. Bartolomei G, Broglio A, Cattani L, Cremaschi M, Guerreschi A, Mantovani E, et al. I depositi wurmiani del Riparo Tagliente. *Ann Univ Ferrara (nuova serie), sez. XV.* 1982; 3: 61–105.
39. Paunescu AC. Les rongeurs de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées occidentales): paléontologie, biostratigraphie, paléoécologie. *Trav Inst Spéol Emile Racovitz* 1997; 36: 135–206.
40. Hanquet C, Desclaux E. Analyse paléoécologique des communautés de micromammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel, France) dans le contexte des migrations de faunes en Europe méridionale au cours du Pléistocène moyen. *Quaternaire* 2011; 22: 35–45.
41. Desclaux E, Defleur A. Étude préliminaire des micromammifères de La Baume Moula-Guercy à Soyons (Ardèche, France). *Systématique, biostratigraphie et paléoécologie. Quaternaire* 1997; 8: 213–223.
42. Marquet J-C. Paléoenvironnement et chronologie des sites du domaine atlantique français d'âge Pléistocène Moyen et Supérieur d'après l'étude des rongeurs. *Les cahiers de la claise*, 1993; Suppl. 2: 1–345.
43. Marquet J-C, Vezian R, Gardeisen A. Le Portel-Ouest. Association faunique et paléoenvironnements sur la frange septentrionale des Pyrénées ariégoises au Würm ancien. *Quaternaire* 1998; 9: 303–314.
44. Koby FE. Les léporidés magdaléniens de la Grotte de la Vache. *Bull Soc préhist Ariège* 1958; 13: 49–56.
45. Pokines JT. The Paleoeology of Lower Magdalenian Cantabrian Spain. *BAR IS* 1998; 713: 1–189.
46. López-García JM. Los micromamíferos del Pleistoceno Superior de la Península Ibérica. Evolución de la diversidad taxonómica y cambios paleoambientales. 1^{er} ed. Saarbrücken: Editorial Académica Española; 2011.
47. Altuna J. 1992 Asociaciones de macromamíferos del Pleistoceno Superior en el Pirineo occidental y el Cantábrico. In: A. Cearreta A, Ugarte FM, editors. *The Late Quaternary in the western Pyrenean region*. Bilbao: Universidad del País Vasco; 1992. pp. 15–28.
48. Arribas O. Fauna y paisaje de los Pirineos en la Era Glaciar. 1st ed. Barcelona: Lynx Edicions; 2004.

49. Rofes J, García-Ibaibarriaga N, Murelaga X, Arrizabalaga A, Iriarte M-J, Cuenca-Bescós G, et al. The southwesternmost record of *Sicista* (Mammalia: Dipodidae) in Eurasia, with a review of the palaeogeography of the genus in Europe. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 2012; 348–349: 67–73.
50. Rohling EJ, Foster GL, Grant KM, Marino G, Roberts AP, Tamisiea ME, Williams F. Sea-level and deep-sea-temperature variability over the past 5.3 million years. *Nature* 2014; 508: 477–482. doi: [10.1038/nature13230](https://doi.org/10.1038/nature13230) PMID: [24739960](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24739960/)
51. Sánchez Goñi MF, Landais A, Fletcher WJ, Naughton F, Desprat S, Duprat J. Contrasting impacts of Dansgaard-Oeschger events over a western European latitudinal transect modulated by orbital parameters. *Quat Sci Rev*. 2008; 27: 1136–1151.
52. García Ibaibarriaga N. El registro de micromamíferos del nivel basal de Lezetxiki II (Arrasate, País Vasco). *Est. Cuat*. 2012; 2: 71–84.
53. Ruiz Bustos A. Estudio paleoecológico de los sedimentos con presencia del hombre de Neandertal en la Cueva de la Carihuela (Piñar, Granada). Ayuntamiento de Piñar (Granada, Spain); 2000.
54. Rodríguez J, Burjachs F, Cuenca-Bescós G, García N, van der Made J, Pérez González A, et al. One million years of cultural evolution in a stable environment at Atapuerca (Burgos, Spain). *Quat Sci Rev*. 2011; 30: 1396–1412.
55. Álvarez-Lao D, García N. Chronological distribution of Pleistocene cold-adapted large mammal faunas in the Iberian Peninsula. *Quat Int*. 2010; 212: 120–128.
56. Carrión JS, Scott L, Arribas A, Fuentes N, Gil-Romera G, Montoya E. Pleistocene landscapes in central Iberia inferred from pollen analysis of hyena coprolites. *J Quaternary Sci*. 2007; 22: 191–202.
57. Popov VV, Miltchev B. New data on the morphology and distribution of *Talpa levantis* Thomas, 1906 (Mammalia: Insectivora) in Bulgaria. *Acta Zool Bulg*. 2001; 53: 79–94.
58. Sych L. Lagomorpha. In: Kozłowski JK, editor. *Excavation in the Bacho Kiro cave (Bulgaria)*. Warsaw: Panstwowe Wydawnictwo Naukowe; 1982. p. 52.
59. Popov VV, Gerasimov S, Marinska M. Multivariate palaeoecological analysis of a Late Quaternary small mammal succession from north Bulgaria. *Hist Biol*. 1994; 8: 261–274.
60. Popov VV Small Mammals (Mammalia: Insectivora, Rodentia, Lagomorpha) from the Late Pleistocene Deposits in Mecha Dupca Cave (the Western Balkan Mountain). II. Description of Species. *Acta Zool Bulg*. 1985; 26: 23–50.
61. Popov VV, Marinska M. An almost one million year long (Early to Late Pleistocene) small mammal succession from the archaeological layers of Kozarnika Cave in Northern Bulgaria. *Cour Forsch-Inst Senckenberg* 2007; 259: 79–92.
62. Marinska M. La microfaune. In: Guadelli JL, editor. *Rapport de la Mission Préhistorique française en Bulgarie du Nord « Les plus anciennes manifestations de la présence humaine dans les Balkans »*. Bordeaux: CNRS-Univ. Bordeaux I; 2006. pp. 238–240.
63. Markovic Z, Pavlovic G. First investigation results for Vrelska Cave fauna, Bela Palanka, Serbia. *Ann Geol Penins Balk*. 1991; 55: 221–230.
64. Roksandic M, Mihailovic D, Mercier N, Dimitrijevic V, Morley MW, Rakocevic Z, et al. A human mandible (BH-1) from the Pleistocene deposits of Mala Balanica cave (Sicevo Gorge, Nis, Serbia). *J Hum Evol*. 2011; 61: 186–196. doi: [10.1016/j.jhevol.2011.03.003](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2011.03.003) PMID: [21507461](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21507461/)
65. Argant J, Dimitrijevic V. Pollen analyses of Pleistocene hyaena coprolites from Montenegro and Serbia. *Ann Geol Penins Balk*. 2007; 68: 73–80.
66. Dimitrijevic V. Upper Pleistocene mammals from cave deposits in Serbia. *Acta Zool Cracov*. 1996; 39: 117–120.
67. Dimitrijevic V, Jovanovic K. Quaternary mammals from Mirilovska Cave near Cuprija (eastern Serbia). *Zbornik radova Odbora za kras i speleologiju SANU* 2002; 7: 113–124.
68. Malez M. Die gattung *Ochotona* Link, 1795 (Lagomorpha Brandt 1855) in Jugoslawien. *Bull Scient A* 1966; 11: 5–6.
69. Malez M. Prilog poznavanju rasprostranjenosti stepske zvezdare u gornjem Pleistocenu Hrvatske. *RAD JAZU* 1979; 383: 345–361.
70. Döppes D, Frank C. Allander Tropfsteinhöhle. *Mitt Komm Quartärforsch Österr Akad Wiss*. 1997; 10: 157–160.
71. Mais K, Rabeder G. Eine neuentdeckte jungpleistozäne Hyänenhöhle in Niederösterreich. *Die Höhle* 1974; 25: 142–145.
72. Fladerer FA, Frank C. Knochenhöhle bei Kapellen. *Mitt Komm Quartärforsch Österr Akad Wiss*. 1997; 10: 275–277.

73. Woldrich JN. Reste diluvialer Faunen un des Menschen aus dem Waldviertel Niederösterreichs in den Sammlungen des k. k. Naturhistorischen Hofmuseums in Wien. Denkschr Math Naturwiss KI Kaiserl Akad Wiss. 1893; 60: 565–634.
74. Thenius E. Die jungpleistozäne Wirbeltierfauna von Willendorf in der Wachau, N. Ö. Mitt Prähist Komm Österr Akademie der Wiss. 1959; 8–9: 133–170.
75. Fladerer FA, Reiner G. Hoch- und spätglaziale Wirbeltierfaunen aus vier Höhlen der Steiermark. Mitt Abt Geol Palaeont Landesmus Joanneum 1996; 54: 43–60.
76. Reiner G. Eine spätglaziale Mikrovertebratenfauna aus der Grossen Badhöhle bei Peggau, Steiermark. Mitt Abt Geol Paläont Landesmus Joanneum 1995; 52–53: 135–192.
77. Fladerer FA. Grosse Peggauerwandhöhle. Mitt Komm Quartärforsch Österr Akad Wiss. 1997; 10: 320–324.
78. Motll M. Eiszeitforschungen des Joanneums in Höhlen der Steiermark. Mitt Mus Bergbau Geol Techn Landesmus Joanneum 1953; 11: 14–58.
79. Koken E. Die Geologie und Tierwelt der paläolithischen Kulturstätten Deutschlands. In: Schmidt RR, editor. Die diluviale Vorzeit Deutschlands. Stuttgart: Schweizerbart; 1912. pp. 159–228.
80. Koenigswald W von. VI. Kleine säugetiere und ihre biostratigraphische einstufung. In: Stampfli HR, editor. Rislisberghöhle, Archäologie und Ökologie einer Fundstelle aus dem Spätmagdalenien bei Önsingen im Solothurner Jura. Bern: Haupt; 1983. pp. 69–81.
81. Sarasin F, Stehlin HG. Die Magdalénienstation bei Ettingen (Baselland). Mit einem Nachtrag zur Fauna der Magdalénienstation am Schlossfelsen bei Tierstein. Denkschr d Schweiz Naturf Gsll. 1924; 61: 1–26.
82. Jeannet M. La microfaune de quelques sites tardiglaciaires subalpains. Mem Soc prehist fr. 2009; 50: 87–96.
83. Desnoyers J. Sur l'existence des brèches osseuses et des cavernes à ossements dans le bassin de Paris et plus particulièrement sur un nouveau gisement de mammifères fossiles à Montmorency. Bull Soc géol Fr. 1842; 13: 290–297.
84. Harlé E. Découverte de *Lagomys* à La Madeleine et de *Phoque* à Sergeac (Dordogne). Bull Soc Préhist Fr. 1913; 10: 337.
85. Marquet J-C. L'Homme de Neandertal et son environnement dans la moitié ouest de la France d'après les rongeurs. ERAUL, 1988; 29: 105–110.
86. Marquet J-C. L'environnement du Paléolithique moyen dans le sud-ouest du Bassin de Paris. Bull AFEQ 1982; 2–3: 105–111.
87. Callou C. Diagnose différentielle des principaux éléments squelettiques du lapin (genre *Oryctolagus*) et du lièvre (genre *Lepus*) en Europe occidentale. Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie, Série B: Mammifères. Juan-les-Piles, Centre de Recherches Archéologiques du CNRS; 1990.
88. Chaline J. Les Lagomorphes et les Rongeurs. In: Lavocat R, editor. Faunes et Flores Préhistoriques de l'Europe. Paris: Boubée; 1966. pp. 397–440.

9.3. Artículo 5: Laplana, C., Sevilla, P., Blain, H.-A., Arriaza, M. C., Arsuaga, J. L., Pérez-González, A. y Baquedano, E. (2016). Cold-climate rodent indicators for the Late Pleistocene of Central Iberia: New data from the Buena Pinta Cave (Pinilla del Valle, Madrid Region, Spain). *Comptes Rendus Palevol*, 15: 696-706.



General Palaeontology, Systematics and Evolution (Vertebrate Palaeontology)

Cold-climate rodent indicators for the Late Pleistocene of Central Iberia: New data from the Buena Pinta Cave (Pinilla del Valle, Madrid Region, Spain)



Rongeurs indicateurs de climat froid dans le Pléistocène supérieur de l'Ibérie centrale : nouvelles données de la grotte de la Buena Pinta (Pinilla del Valle, Communauté de Madrid, Espagne)

César Laplana^{a,*}, Paloma Sevilla^b, Hugues-Alexandre Blain^{c,d},
Mari Carmen Arriaza^e, Juan Luis Arsuaga^f, Alfredo Pérez-González^g,
Enrique Baquedano^a

^a Museo Arqueológico Regional de la Comunidad de Madrid, Plaza de las Bernardas s/n, 28801 Alcalá de Henares, Madrid, Spain

^b Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, Ciudad Universitaria, 28040 Madrid, Spain

^c IPHES, Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social, c/ Marcell·lí Domingo s/n (Edifici W3), Campus Sescelades, 43007 Tarragona, Spain

^d Àrea de Prehistòria, Universitat Rovira i Virgili (URV), Avinguda de Catalunya 35, 43002 Tarragona, Spain

^e Departamento de Geología, Geografía y Medio Ambiente, Universidad de Alcalá, Edificio de Ciencias, Campus Externo, Ctra. A-II km 33,600, 28871 Alcalá de Henares, Madrid, Spain

^f Centro Mixto UCM-ISCIII de Evolución y Comportamiento Humanos, c/Sinesio Delgado 4, 28029 Madrid, Spain

^g Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH), Paseo Sierra de Atapuerca, 3, 09002 Burgos, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Received 27 February 2015

Accepted after revision 28 May 2015

Available online 12 August 2015

Handled by J.M. Lopez-Garcia

Keywords:

Range shift

Biogeography

Glaciation

Taphonomy

Reworking

Iberian Peninsula

ABSTRACT

In the Iberian Peninsula, the Late Pleistocene record of small mammal indicators of cold climates is largely restricted to two sets of sites at the eastern and western ends of the Pyrenees. Some assemblages from other sites at the Peninsular centre have, however, recently yielded such taxa. This work describes the remains of three such rodent species from the Buena Pinta Cave, a site in the Sierra de Guadarrama mountains in the Spanish Central System. Excavation campaigns in the cave have taken place every summer since 2003. Thermoluminescence analyses of sediments from levels 2–5 of the site suggest an age corresponding to the middle of the Late Pleistocene, within Marine Isotope Stage 4 or the beginning of Marine Isotope Stage 3. Sieve-washing and picking out of the small fossils contained in the sediments of levels 2–5 yielded several thousand small mammal teeth and other remains, dominated by *Microtus arvalis*. Smaller numbers of remains belonging to other rodents typical of cold climates were also identified, such as *Microtus oeconomus*, *Microtus gregalis* and *Chionomys nivalis*. Thus, the small mammal record of the Buena Pinta Cave shows that rodent indicators of cold climates reached the centre of the Iberian Peninsula during the mid-Late Pleistocene, i.e., well before the Last Glacial Maximum. These findings represent one of the southernmost Pleistocene records for *M. oeconomus* in Europe, and the most southerly for *M. gregalis*.

© 2015 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

* Corresponding author.

E-mail address: cesar.laplana@gmail.com (C. Laplana).

R É S U M É

Mots clés :

Changement de distribution
Biogéographie
Glaciation
Taphonomie
Remaniement
Péninsule ibérique

Dans la Péninsule ibérique, le registre Pléistocène supérieur de petits mammifères indicateurs de climats froids est principalement restreint à deux ensembles de sites localisés aux extrémités orientale et occidentale des Pyrénées. Quelques assemblages d'autres gisements du centre de la péninsule ont néanmoins délivré récemment de tels taxons. Ce travail décrit les restes de trois de ces espèces de rongeurs de la grotte de la Buena Pinta, un site des montagnes de la Sierra de Guadarrama dans le Système central espagnol. Les campagnes de fouilles dans la grotte ont lieu chaque été depuis 2003. Les analyses de thermoluminescence réalisées sur les sédiments, des couches 2 à 5 ont fourni des datations correspondant à la partie moyenne du Pléistocène supérieur, dans un intervalle comprenant le stade isotopique marin 4 et le commencement du stade isotopique marin 3. Le lavage-tamassage et le tri des petits fossiles contenus dans les sédiments des niveaux 2–5 ont fourni plusieurs milliers de dents et autres restes de petits mammifères, où domine l'espèce *Microtus arvalis*. Un petit nombre d'ossements appartenant à d'autres rongeurs typiques de climats froids ont aussi été identifiés, comme *Microtus oeconomus*, *Microtus gregalis* et *Chionomys nivalis*. Par conséquent, le registre de petits mammifères de la grotte de la Buena Pinta montre que les rongeurs indicateurs de climats froids ont atteint le centre de la péninsule Ibérique au milieu du Pléistocène supérieur, c'est-à-dire bien avant le dernier maximum glaciaire. Ces découvertes représentent l'un des registres pléistocènes les plus méridionaux pour *M. oeconomus* en Europe, et le plus méridional pour *M. gregalis*.

© 2015 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

1. Introduction

During the Pleistocene, the distribution of mammals in Eurasia was strongly conditioned by the climatic changes that characterised this period (Kahlke, 2014; Kurtén, 1968; Lister, 1997; Pushkina, 2007; Sommer and Nadachowski, 2006; Von Koenigswald, 2003). During cold intervals, those species that until then had lived in the centre and north extended their range towards the west and south. In southwestern Europe, the arrival of northern and eastern mammal species was particularly strong during the Late Pleistocene. At this time, and after a long period of stability in the mammalian faunas of the Iberian Peninsula that began at the end of the Mid-Pleistocene Revolution (Rodríguez et al., 2011), a wide set of mammalian species were able to cross the Pyrenees, and species typical of cold climates began to appear in this region (Álvarez-Lao and García, 2010; Sesé and Sevilla, 1996). Most of their records are from two areas, one on either side of the Pyrenees (Álvarez-Lao and García, 2011; Sesé, 2005). In the rest of the Peninsula, records of these species are much more scarce.

This work reports the presence of three rodent indicators of cold climates – *Microtus oeconomus*, *Microtus gregalis* and *Chionomys nivalis* – in the Late Pleistocene levels of a site at the centre of the Iberian Peninsula: the Buena Pinta Cave. The site provides one of the most southerly Pleistocene records for *M. oeconomus*, and the most southerly for *M. gregalis*. The biogeographical significance of the presence of these taxa at such southerly latitudes is discussed.

2. Geographical and geological context

The Buena Pinta Cave lies some 80 km north of Madrid in the upper reaches of the Lozoya Valley, a depression of tectonic origin in the Sierra de Guadarrama, a mountain

range forming part of the Spanish Central System (Fig. 1). To the west of the valley lies the Peñalara Massif, which reaches an altitude of 2428 m – the highest in the Sierra de Guadarrama. The valley itself lies between the altitudes of 1000 and 1100 m. With at least 41 mammal species it has a high biological diversity (Prieto Cana and de Lucio, 1995), a consequence of the many habitats resulting from its steep altitude gradient and varied geomorphology, climate, soil and hydrology. Indeed, the upper reaches of the valley were designated a National Park in 2013.

The cave itself, of reduced dimensions, is developed in Cretaceous carbonatic rocks, and was discovered in 2003 during surveys performed as part of a project on human occupation of the Peninsular centre during the Pleistocene (Arsuaga et al., 2011; Baquedano et al., 2014; Pérez-González et al., 2010). The cave has an external chamber where excavation work has been focused since 2003 (Fig. 2). The limestone roof in this area has been eroded and has fallen away. To the east of this area a narrow gallery (about 1.5 m wide) opens that continues some 10 m into the Cretaceous limestones and dolostones in a NNE direction. The sediments in the external chamber and this gallery show stratigraphic continuity. In grid squares M49 and M50 (Fig. 2) at the mouth of the gallery, excavation work has revealed a stratigraphic section with five distinguishable levels (Pérez-González et al., 2010) (Fig. 3). Level 1 is formed from Holocene colluvium some 1.80 m thick. It has a clay sand texture and contains grey-brown and dark grey carbonate clasts. Lying below is a 1.70 m thick layer of yellow, silt-clay sands containing disperse carbonate clasts measuring up to 40 cm along their longest axis. This layer can be divided into four levels (numbered 2–5 from top to bottom) distinguishable by the colour and texture of their sediments. Levels 2–5 are rich in macro- and microvertebrate remains, that have been dated to the middle of the Late Pleistocene (see Section 4.3). These levels lie discordantly over a much eroded speleothem. Beneath

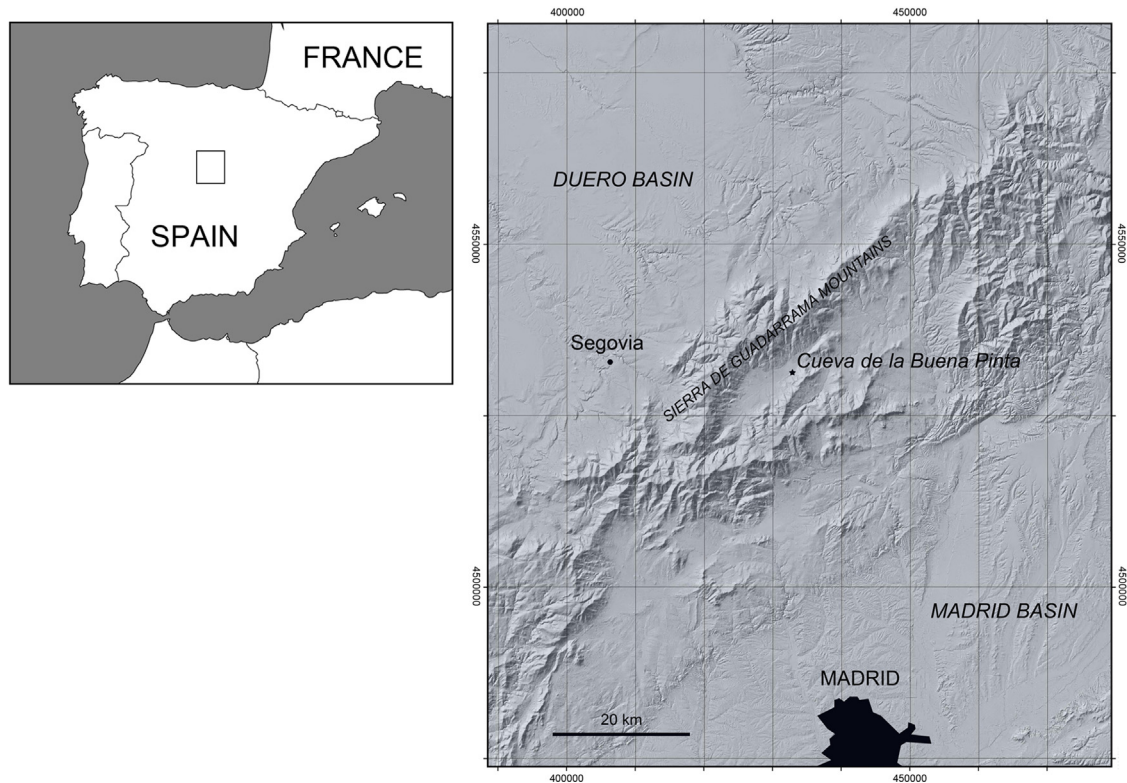


Fig. 1. Geographic location of the Buena Pinta Cave in the Spanish Central System.

Fig. 1. Situation géographique de la grotte de la Buena Pinta dans le Système central espagnol.

this speleothem lie conglomerates and carbonate breccias of limestone and dolomite boulders that make up one of the first stages of infilling of the cave; they also crop out on the northwestern wall forming the boundary of the external chamber. This unit shows continuity to the northeast and completely fills another gallery, the roof of which has disappeared through erosion. A survey of this gallery (known as the Galería Pit) returned a wide range of microvertebrates. The presence and evolutionary stages of the detected species *Microtus vaufreyi* and *Microtus brecciansis* allow the materials of this gallery to be dated to the end of the Middle Pleistocene (Laplana et al., 2013a).

The remains of the cold-climate rodents examined in the present work all come from levels 2–5 of the external chamber of the cave.

3. Methodology

Since its discovery, the Buena Pinta Cave has been the object of annual excavation campaigns. All the archaeological and palaeontological remains found were spatially referenced on an excavation grid. Samples of sediment were taken at 10 cm depth intervals in each 1 × 1 m grid square. For the detection of microvertebrate remains, the collected samples were washed through a series of fine-mesh sieves (down to 0.5 mm). The vertical and horizontal variations in the microvertebrate assemblages therefore became appreciable as work progressed.

The nomenclature used to describe the arvicoline dental elements recovered is that proposed by Van der Meulen (1973) and Nadachowski (1991) (Fig. 4a). The systematic taxonomy followed is that proposed by Musser and Carleton (2005). Measurements of the first lower molars (m1 onwards) were taken following the procedure shown in Fig. 4b. The measurements L (maximal length of the occlusal surface), W1 (width of the posterior part of the anteroconid complex), a (length of the anteroconid complex), b (shortest distance between BRA3 and LRA4), and c (shortest distance between BRA3 and LRA3) are those proposed by Van der Meulen (1973). W2 is the width across T2 and T3. The variables La1 and La2 are similar to those proposed by Cuenca-Bescós et al. (1995). The morphometric ratios A/L, B/W1 and C/W1 are those proposed by Van der Meulen (1973). The ratio L/W was also calculated, as were two others reflecting transversal asymmetry: La1/W1 and La2/W2. The morphotypes identified in the description of the variability of the first lower molars of *Chionomys nivalis* are those proposed by Nadachowski (1991), and in this work they are used with the same meaning.

4. Results

The excavation work performed over the last 12 years at the Buena Pinta Cave has led to the recovery of tens of thousands of small mammal teeth. For instance, grid units M49 and M50, which represent only a small part of the entire site (Fig. 2) have provided 2744 rodent first lower

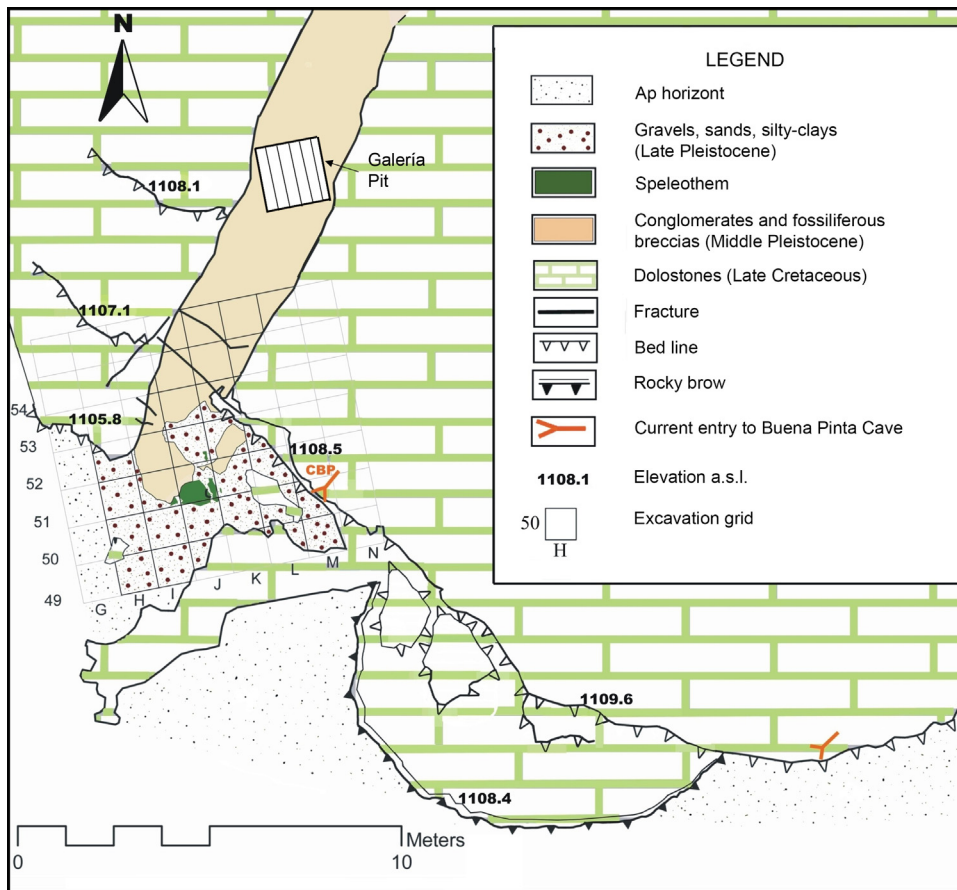


Fig. 2. (Color online). Plan scheme of the Buena Pinta Cave site.

Fig. 2. (Couleur en ligne). Plan de la grotte de la Buena Pinta.

Modified from Pérez-González et al., 2010.

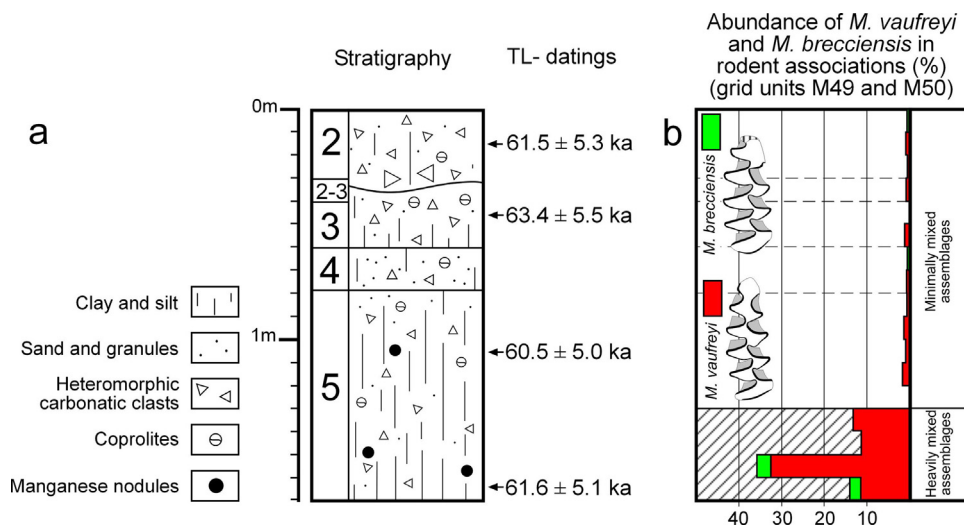


Fig. 3. (Color online). a: Stratigraphy of the external chamber of the Buena Pinta Cave, indicating the provenance of the sediment samples dated by thermoluminescence, and the ages obtained (Dating and Radiochemistry Laboratory, UAM); b: relative abundance of the species *Microtus vaufreyi* and *Microtus brecciensis* (reworked elements) for levels 2–5.

Fig. 3. (Couleur en ligne). a : Stratigraphie de la chambre extérieure de la grotte de la Buena Pinta, avec indication de la provenance des échantillons de sédiment datés par thermoluminescence et des datations obtenues (laboratoire de datation et radiochimie, UAM) ; b : abondance relative des espèces *Microtus vaufreyi* et *Microtus brecciensis* (éléments remaniés) dans les associations de rongeurs de toute la séquence.

Table 1

Rodent species and their abundance by level in grid units M49 and M50 of the Buena Pinta Cave. Middle Pleistocene reworked species are marked with an asterisk. For each species and level, the total number of first lower molars is indicated.

Tableau 1

Liste et abondance des espèces de rongeurs présentes dans les carrés M49 et M50 de la grotte de la Buena Pinta, par couche. Les espèces remaniées du Pléistocène Moyen ont été signalées par un astérisque. Pour chaque espèce et couche, le nombre total de premières molaires inférieures est indiqué.

	Levels				
	2	2–3	3	4	5
Family Sciuridae					
<i>Sciurus vulgaris</i>	0	0	0	0	0
<i>Marmota marmota</i>	0	1	0	0	0
Family Gliridae					
<i>Elimomys quercinus</i>	18	3	15	20	9
Family Castoridae					
<i>Castor fiber</i>	0	0	0	0	0
Family Cricetidae					
<i>Arvicola sapidus</i>	21	3	24	14	6
<i>Arvicola amphibius</i> s. l.	13	0	2	0	0
<i>Myodes glareolus</i>	0	0	0	0	0
<i>Chionomys nivalis</i>	4	1	0	0	0
<i>Microtus gr. agrestis</i>	138	16	127	83	26
<i>Microtus arvalis</i>	690	73	433	223	39
<i>Microtus brecciensis</i> *	2	0	0	3	2
<i>Microtus cabreræ</i>	0	1	0	0	1
<i>Microtus cf. gregalis</i>	0	0	0	0	0
<i>Microtus gr. lusit.-duodecimcostatus</i>	127	42	141	143	49
<i>Microtus oeconomus</i>	0	0	0	1	1
<i>Microtus vaufreyi</i> *	8	0	5	5	21
<i>Pliomys lenki</i>	1	0	4	7	1
<i>Allocrietus bursae</i>	3	4	14	15	9
Family Muridae					
<i>Apodemus</i> sp. gr. <i>A. sylv.-flavicollis</i>	45	4	29	34	20
Total number of first lower molars by level	1070	148	794	548	184

molars (Table 1). Indeed, the site is home to one of the most species-rich assemblages for the entire Iberian Late Pleistocene [see provisional list in Baquedano et al. (2010)]. From levels 2–5, 18 rodent species were identified, mostly arvicolines (Table 1). Their abundance was estimated from the total number of first lower molars recovered for each.

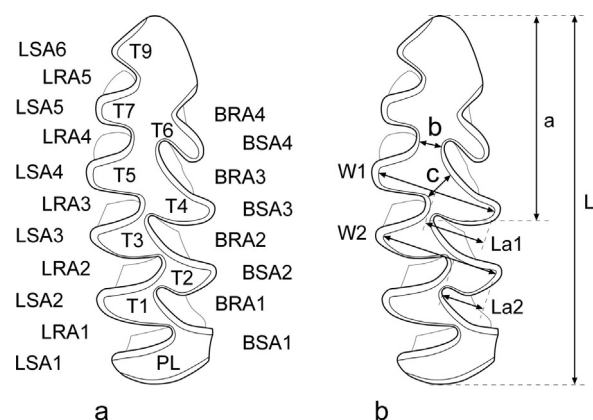


Fig. 4. a: terminology for the occlusal surface elements of the first lower molar (m1) according to Van der Meulen (1973) and Nadachowski (1991). BRA: buccal re-entrant angle; BSA: buccal salient angle; LRA: lingual re-entrant angle; LSA: lingual salient angle; PL: posterior lobe; b: measurements taken on the occlusal surface of m1.

Fig. 4. a : terminologie des éléments de la surface occlusale de la première molaire inférieure (m1) selon Van der Meulen (1973) et Nadachowski (1991) ; b : schéma des mesures prises sur la superficie occlusale des m1 des arvicolinés.

4.1. Preliminary taphonomic context

The remains of at least two species recovered from levels 2–5, *M. vaufreyi* and *M. brecciensis*, are reworked elements from Middle Pleistocene sediments that crop out at the base of the site's sedimentary infilling and at the north-western wall of the external chamber. These species are characteristic of the Middle Pleistocene (Brunet-Lecomte, 1988; Laplana and Sevilla, 2013) and have never been cited for younger sediments. Their presence in levels 2–5 is incongruent with their dating, and with the presence in the same levels of *Microtus cabreræ*, a descendent of *M. brecciensis*. The teeth of these species were often seen to be extensively impregnated with manganese oxide; those of other species were much less commonly affected, and when they were, smaller areas were involved. *M. brecciensis* and *M. vaufreyi* are plentiful in the lower part of level 5, reaching abundance values of 10–30% (Fig. 3b). These proportions can be explained in that, during the deposition of this level, the Middle Pleistocene conglomerates and breccias situated under the eroded speleothem at the base of the site's sedimentary infilling outcropped extensively in an area adjacent to grid units M49 and M50 and became eroded too. The microvertebrate remains they contained were thus incorporated into the younger level 5 as reworked elements. The onlap arrangement of levels 2–5 over the older units led to the rapid disappearance of the exposed surface of the latter as the sediments of levels 2–5 were deposited. From that moment onwards, the only available source of Middle Pleistocene microvertebrate remains were the breccias and conglomerates that

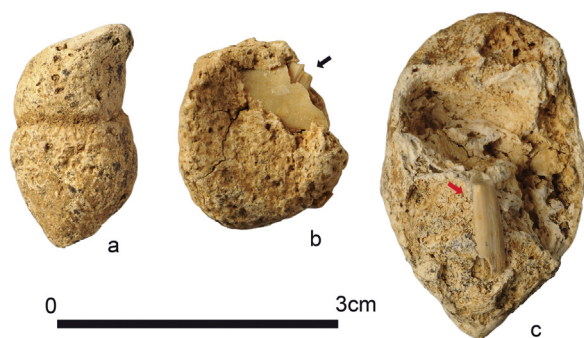


Fig. 5. (Color online). Medium to small size carnivore coprolites from levels 2–5 of the Buena Pinta Cave. Arrows point to bone remains of small mammals.

Fig. 5. (Couleur en ligne). Coprolithes produits par un carnivore de taille moyenne et provenant des couches 2–5 de la grotte de la Buena Pinta. Les flèches signalent des fragments d'os de petits mammifères.

ocropped at the northwestern wall of the external chamber and at its base, which were 2–3 m far from grid units M49 and M50. Thus, from the beginning of the upper third of level 5, the remains of these species become much less abundant in grid units M49 and M50 (Fig. 3b), with values of just 0–3%.

It is possible that some remains of other species in the Late Pleistocene levels are reworked since, in the Middle Pleistocene conglomerates and breccias exposed in the Galería Pit, a relatively large number of species have been found (Laplana et al., 2013a). *M. vaufreyi* dominates this Middle Pleistocene assemblage, accounting for some 70% of all rodent remains encountered. Its abundance in levels 2–5 can be considered an indicator of the proportion of reworked elements the sequence contains. Where the frequency of *M. vaufreyi* in levels 2–5 is low, that of the other rodents in the same Middle Pleistocene conglomerates and breccias is virtually nil. None of the cold-climate micro-mammalian species identified in levels 2–5 were seen in the Galería Pit Middle Pleistocene assemblage.

The large concentration of microvertebrate remains in levels 2–5 represents the activity of a small-middle sized predator, as shown by the numerous small coprolites (2–4 cm maximum length) (Fig. 5). These coprolites appear both intact and fragmented, and contain the remains of the same microvertebrates.

The Late Pleistocene layers also contain the remains of bony fish, sharks, rays and marine reptiles as reworked elements from the Late Cretaceous carbonate rock forming the walls and ceiling of the cave (Hontecillas et al., 2015).

4.2. Preliminary palaeoenvironmental context

Palynological studies performed on the Late Pleistocene layers of the cave (Ruiz-Zapata et al., 2008, 2012) indicate a low diversity of flowering plants, with just 24 identifiable taxa, and with just six of these being trees. Open landscapes appear to have dominated at this time, with a largely herbaceous vegetation made up mostly of members of *Chenopodiaceae* and *Asteraceae*. *Pinus* was the most common of the impoverished tree list, accompanied by the odd representative of deciduous *Quercus* and *Ulmus*. Such

pollen profiles are indicative of cold, dry conditions that prevented the development of greater floral complexity.

The extensive mixing of faunas of different chronology in the lower part of level 5 prevents any reliable environmental conclusions for this part of the stratigraphic series being drawn from the rodents present. In the remaining levels, however, this mixing is much less intense, and the different rodents identified can provide a palaeoenvironmental picture. Excluding the lower part of level 5, the rodent assemblages of the remainder of the stratigraphic series are dominated (in decreasing order) by *M. arvalis*, *M. gr. lusitanicus-duodecimcostatus* and *M. gr. agrestis*. At the base of the series these species appear in similar proportions (20–30% each). Towards the top, however, *M. arvalis* increases in abundance and becomes dominant, reaching a frequency of around 75% in level 2. The net predominance of vole species (which together account for some 75–90% of all rodents in the different levels), and the reduced abundance of forest species such as *Apodemus* sp. gr. *A. sylvaticus*–*A. flavicollis* or *Eliomys quercinus*, indicate – in agreement with the pollen data – the predominance of open spaces.

4.3. Chronological context

Pérez-González et al. (2010) published two datings for levels 1 and 3 in the external chamber of the Buena Pinta Cave. For level 1, C^{14} dating returned a result of 4940 ± 40 BP (5740–5600 cal BP), while for level 3, thermoluminescence dating returned a result of 63.4 ± 5.5 ka. New datings performed on samples of sediment from levels 2–5 have provided very similar dates (Fig. 3a). Taking into account the similarity between the whole set of datings, it would therefore appear that these levels were deposited over a brief period of time.

From a biochronological standpoint (leaving out *M. vaufreyi* and *M. brecciensis*, the remains of which, as indicated above, are reworked from older sediments), the rodent assemblage of levels 2–5 is characteristic of the Late Pleistocene. *Arvicola amphibius* s. l., *M. cabrerae*, *M. oeconomus* and *C. nivalis* are all exclusive to this period in the Iberian Peninsula; in earlier periods they are completely absent (Sesé and Sevilla, 1996).

At the Peninsular centre, the assemblages of the start of the Late Pleistocene are characterised by the abundance of *M. cabrerae*, a thermophilic species. At the PRERESA site, which has been dated to 84 ± 5.6 ka, it is the most abundant rodent species (71% of the minimum number of individuals [NMI] for rodents) (Sesé et al., 2011), and in the northern sector of the Cueva del Camino site (90.9 ± 7.8 ka) it is the third most abundant (9% of the NMI) (Laplana et al., 2013b). In this latter site there appears to be a reduction in the abundance of this species over the last moments of MIS5, with values falling to 1% in the central sector, and even 0% in the southern sector (74.5 ± 6.3 ka; Arsuaga et al., 2012). The scarcity of this species in levels 2–5 of the Buena Pinta Cave (never above 1% NMI) can be interpreted as their being younger than the northern sector of the Cueva del Camino site (a site situated just 130 m away), but more similar in age to its central sector and even closer in age to its southern sector. This also agrees with the presence of *C. nivalis*

Table 2

Measurements made on the m1 of *M. oeconomus* (L and W in mm; ratios are adimensional and are expressed as percentages, except L/W).

Tableau 2

Mesures faites sur la m1 de *M. oeconomus* (L et W en mm ; les rapports sont adimensionnels et sont donnés en pourcentages, à l'exception de L/W).

	n	Min	Mean	Max	SD
L	5	2.62	2.82	2.92	0.12
W1	5	1.16	1.30	1.39	0.09
A/L	5	44.3	46.3	48.1	1.52
B/W1	3	15.2	20.0	24.3	4.53
C/W1	3	2.91	3.78	4.63	0.86
AS1	3	34.3	36.4	37.9	1.87
AS2	3	32.7	34.5	35.7	1.56
L/W1	3	2.64	2.70	2.81	0.09

only in the southern sector of the Cueva del Camino site (Laplana et al., 2013b) (this species is present throughout levels 2–5 in the Buena Pinta Cave). *M. cabreræ* is absent in the Peninsular centre from sites corresponding to MIS3 and MIS2. Such is the case of the Jarama VI site (dated to some 30 ka [MIS3]) (Lorenzo et al., 2012), the Abrigo del Monte site (dated to 14 ka [MIS2]) (Sevilla et al., 2009), and the Peña de Estebanvela site (the sequence at which has been dated to 10–14 ka) (Cacho et al., 2012). Although this species has been cited for the Cueva de la Zarzamora site (dated to 44 ka) (Sala et al., 2011), the more recent chalcolithic disturbance of the site's stratigraphy through its use as a burial ground (Sala et al., 2013) poses serious concerns regarding the age of the microvertebrate assemblage recovered. Indeed, the remains of some species might be Holocene in age, including those of *M. cabreræ*.

Thus, the rodent assemblage of the Buena Pinta Cave is congruous with the datings available for the site. These datings, plus the biochronological interpretation of the faunal assemblage of levels 2–5, suggest the latter sequence to be Late Pleistocene in age (between MIS4 and the start of MIS3); the palaeoclimatic context inferred from the palynological data and micromammal assemblage places it within a cold interval during this period. New dating sampling currently underway may allow a more precise dating within the stated period.

4.4. Description of the materials

Three of the rodent species identified – *M. oeconomus*, *M. gregalis* and *C. nivalis* – are of particular importance from a climatic point of view. The following lines describe the recovered material attributable to these species, and discuss the climatic and biogeographic significance of their presence. The stratigraphic distribution of these species is shown in Table 1 (for grid units M49 and M50).

4.4.1. *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) – Root vole

Eight first lower molars (m1) were recovered from levels 2–5. Table 2 shows their dimensions.

The occlusal surface of the first lower molars shows the basic model for the genus *Microtus*, with triangles T4 and T5 being non-confluent, plus the diagnostic characteristics of a wide neck communicating triangle T5 with the anterior lobule, and a usually absent or little apparent triangle

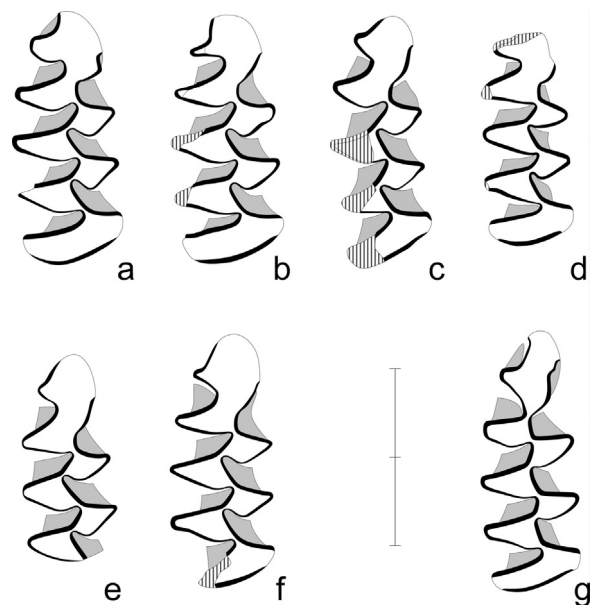


Fig. 6. Morphology of the occlusal surface of m1 of *M. oeconomus* (a–f) and *M. cf. gregalis* (g) from the Buena Pinta Cave (all are represented as though they were from the right side, even if they are not). a: CBP'03 M49 N1–2 (m1d); b: CBP'07 M49 L2 150–155 (right); c: CBP'10 K52 L3 210–220 (right); d: CBP'13 M50 L5 270–280 (left); e: CBP'06 M49 L5 280–290 (right); f: CBP'08 L50 L3 230–240 (right); g: CBP'04 L49 L3 180–190 (left). Scale bar = 2 mm.

Fig. 6. Morphologie de la surface occlusale des m1 de *M. oeconomus* (a–f) et *M. cf. gregalis* (g) de la grotte de la Buena Pinta (toutes les molaires sont représentées comme si elles étaient droites, même lorsqu'elles ne le sont pas). a : CBP'03 M49 N1–2 (m1d) ; b : CBP'07 M49 L2 150–155 (droite) ; c : CBP'10 K52 L3 210–220 (droite) ; d : CBP'13 M50 L5 270–280 (gauche) ; e : CBP'06 M49 L5 280–290 (droite) ; f : CBP'08 L50 L3 230–240 (droite) ; g : CBP'04 L49 L3 180–190 (gauche). L'échelle graphique mesure 2 mm.

T6. Triangle T7 is always present, although it is less developed than the other triangles of the molar, and limited in its anterior area by a shallow LRA5 with or without cement in its interior (Fig. 6).

4.4.2. *Microtus cf. gregalis* (Pallas, 1779) – Narrow-headed vole

Two m1 were recovered from level 2. Table 3 shows the dimensions for the only complete m1.

The occlusal surfaces of all the recovered m1 show morphological characteristics of the species: five closed triangles, a hardly apparent T6 (present only as a slight wave on the perimeter of the enamel), and a well developed T7 (Fig. 6).

Little material belonging to this species was found, and even then, that which was found might be argued to

Table 3

Measurements made on the m1 of *M. cf. gregalis* (L and W in mm; ratios are adimensional and are expressed as percentages, except L/W).

Tableau 3

Mesures faites sur la m1 de *M. cf. gregalis* (L et W en mm ; les rapports sont adimensionnels et sont donnés en pourcentages, à l'exception de L/W).

L	W1	A/L	B/W1	C/W1	AS1	AS2	L/W1
2.96	0.95	52.74	3.87	3.87	40.31	36.62	0.95

Table 4

Measurements made on the m1 of *C. nivalis* (L and W in mm; ratios are adimensional and are expressed as percentages, except L/W).

Tableau 4

Mesures faites sur la m1 de *C. nivalis* (L et W en mm ; les rapports sont adimensionnels et sont donnés en pourcentages, à l'exception de L/W).

	n	Min	Med	Max	SD
L	14	2.73	3.00	3.21	0.08
W1	15	0.99	1.13	1.24	0.06
A/L	14	47.6	48.7	50.3	0.74
B/W1	15	6.36	18.4	29.3	6.96
C/W1	15	3.64	4.79	5.79	0.87
AS1	15	31.3	38.5	43.0	3.19
AS2	15	30.2	33.8	36.3	1.88
L/W1	13	2.45	2.66	2.80	0.11

correspond to extreme variants of *M. arvalis*, the dominant species. The same was noted by Pemán (1994) at the Iberian Laminak II site. However, at the nearby Cueva del Camino, which is slightly older and represents a warm context across most of its stratigraphy (end of MIS5 and transition to MIS4) (Blain et al., 2014; Laplana et al., 2013b), the abundant *M. arvalis* remains show no sign of “gregalis” morphology. Thus, the possible *M. gregalis* material collected probably does represent this species at the Buena Pinta Cave.

4.4.3. *Chionomys nivalis* (Martins, 1842) – Snow vole

Twenty-two m1 were recovered from levels 2–5. Table 4 shows their dimensions. The occlusal surface of these molars (Fig. 7) shows a posterior lobe, four closed triangles (T1–T4), and a T5 generally in communication with the anterior lobe, although in one case (1/22; 0.45%) these elements were separate. These molars appear symmetrical, although the lingual triangles are somewhat more developed than the buccal triangles. The anterior lobe reveals the scant or null development of LRA5, while that of BRA4 is more variable: it may be completely absent, appear as a shallow wave, or one that reaches a considerable depth, although always smaller than the rest of the buccal re-entrant angles. T6, when it is present, is small and pointed, unlike T7, which is more open and rounded (Fig. 7).

In the Buena Pinta Cave sample the “nivalis” morphotype [sensu Nadachowski (1991)], in which T5 and T6 are separate, T6 and T7 are well developed, and BRA4 and LRA5 only incipient] is very scarce. In current and fossil populations of *C. nivalis* it is usually the most common, with proportions of over 50%. However, Nadachowski (1991) indicates that in *C. nivalis abulensis*, a subspecies that today lives in the mountain ranges of the Peninsular centre, this morphotype is represented in relatively low proportion (18.7%). The same occurs in other populations of *C. nivalis* in southwestern Europe, where the morphotype “lebrunii” is generally dominant. The length and relative development of the anterior part of the molars from the cave are similar to those recorded for current and fossil populations of *C. nivalis* (Nadachowski, 1991). This, in conjunction with the morphological similarities discussed, suggests the recovered material belongs to *C. nivalis*.

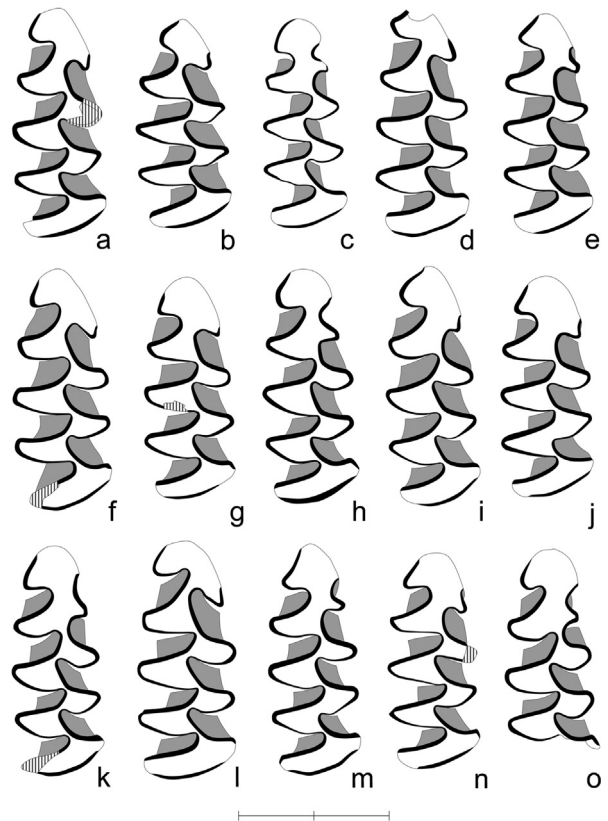


Fig. 7. Morphology of the occlusal surface of m1 of *C. nivalis* (all are represented as though they were from the right side, even if they are not). a: CBP'03 M49 L1–2 150–160 (right); b: CBP'03 M49 L1–2 150–160 (right); c: CBP'03 M49 L1–2 150–160 (left); d: CBP'05 J50 L2 160–170 (left); e: CBP'03 M49 L2 150–155 (right); f: CBP'05 M51 L1–2 190–200 (left); g: CBP'06 M50 L2 170–180 (left); h: CBP'06 L50 L2 180–190 (left); i: CBP'06 L50 L2 190–200 (left); j: CBP'06 M50 L3 190–200 (right); k: CBP'06 M50 L2 180–190 (left); l: CBP'06 M49 L4 245–255 (right); m: CBP'04 M49 L2 (left); n: CBP'06 M50 L3 190–200 (right); o: CBP'04 K50 L2 140–150 (right). Scale bar = 2 mm.

Fig. 7. Morphologie de la superficie occlusale des m1 de *C. nivalis* de la grotte de la Buena Pinta (toutes les molaires sont représentées comme si elles étaient droites, même lorsqu'elles ne le sont pas). a : CBP'03 M49 L1–2 150–160 (droite) ; b : CBP'03 M49 L1–2 150–160 (droite) ; c : CBP'03 M49 L1–2 150–160 (gauche) ; d : CBP'05 J50 L2 160–170 (gauche) ; e : CBP'03 M49 L2 150–155 (droite) ; f : CBP'05 M51 L1–2 190–200 (gauche) ; g : CBP'06 M50 L2 170–180 (gauche) ; h : CBP'06 L50 L2 180–190 (gauche) ; i : CBP'06 L50 L2 190–200 (gauche) ; j : CBP'06 M50 L3 190–200 (droite) ; k : CBP'06 M50 L2 180–190 (gauche) ; l : CBP'06 M49 L4 245–255 (droite) ; m : CBP'04 M49 L2 (gauche) ; n : CBP'06 M50 L3 190–200 (droite) ; o : CBP'04 K50 L2 140–150 (droite). L'échelle graphique mesure 2 mm.

5. Biogeographical significance of the identified rodents

During the coldest moments of the Pleistocene, ice sheets spread across the North of Europe (Ehlers and Gibbard, 2004). The expansion of steppe-tundra ecosystems towards the south and west led to important modifications in the distributions of the animals and plants that inhabited the continent. The large mammals that became displaced south and westward are together known

as the *Mammuthus-Coelodonta* faunal complex (Kahlke, 1999). They reached their most southerly and westerly distribution during the Late Pleistocene (Kahlke, 2014); indeed, many large species penetrated the peninsulas of the Mediterranean, including the Iberian Peninsula (Álvarez-Lao and García, 2010, 2011; García and Arsuaga, 2003) where remains of *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Rangifer tarandus*, *Gulo gulo*, *Alopex lagopus*, *Ovibos moschatus* and *Saiga tatarica* have all been discovered. Some of these species, such as the woolly mammoth, reached as far as Granada in southern Spain (Aguirre et al., 1973; Álvarez-Lao et al., 2009). These large animals were accompanied in their displacement by a wide range of smaller ones, including some rodents and lagomorphs. Among them, *M. oeconomus*, *M. gregalis*, *S. betulina*, *Sp. superciliosus*, *Sp. major*, *L. timidus* and *O. pusilla* have all been recorded for the Late Pleistocene of the Iberian Peninsula (Arribas, 2004; Laplana et al., 2009; López-García et al., 2010; López-García, 2011; Rofes et al., 2012). Currently, however, they are not found there, but much further to the north and east of Europe, where the climate is colder. Most of the palaeontological sites where these have been found are in the northern third of the Peninsula, especially in the Cantabrian Mountains and Catalonia (Álvarez-Lao and García, 2011). Only a few pieces of evidence exist that suggest they reached any more southerly latitudes; the Buena Pinta Cave is one of these. The record for *M. oeconomus* at this site is one of the most southerly for the species in Europe. Indeed, it is known from only one more southerly location, the Abrigo del Monte site (Sevilla et al., 2009) some 25 km to the south of the Buena Pinta Cave, where it appears in a somewhat more modern Magdalenian setting (MIS2). A citing for *M. aff. ratticeps* (a synonym of *M. oeconomus*) from further south at the Las Yedras site in Granada (Ruiz Bustos, 1978) may be the result of an erroneous identification. An inspection of these materials revealed many to show a partial confluence of T4 and T5, which does not occur in *M. oeconomus*. The materials thus identified may in fact belong to *Microtus huescarensis* (see Figs. 8 and 9 in Plate 1 of Ruiz Bustos, 1978) and perhaps to *Microtus chalinei* (see Figs. 10 and 11 in Plate 1 of Ruiz Bustos, 1978).

The record for *M. gregalis* at the cave is the southernmost for Europe. Until now, the most southerly citations were those for Erralla (Pemán, 1985), El Mirón (Cuenca-Bescós et al., 2008), Sopena (Pinto-Llona et al., 2012) and perhaps the Laminak II (Pemán, 1994) sites, all in the Cantabrian region to the north.

The chronology of the sediments at the cave is important in understanding the biogeographical significance of *M. oeconomus* and *M. gregalis*. Levels 2–5 have been dated to an interval ranging from MIS4 to the beginning of MIS3. Although some northern European rodent species colonised the Iberian Peninsula during the beginning of the Late Pleistocene, as shown by the presence of *S. betulina* in MIS5 levels at the Lezetxiki II site (Rofes et al., 2012), most northern rodent records are for sites corresponding to MIS3 and (especially) MIS2, which includes the Last Glacial Maximum (LGM) (López-García, 2011; Sesé, 2005). Until now, the oldest records for *M. oeconomus* inhabiting the centre

of the Peninsula were from the Magdalenian (MIS2) levels of the Peña de Estebanvela site, some 30 km to the north of the Buena Pinta Cave (Sesé, 2006, 2013), and the Abrigo del Monte site, some 20 km to the south (Sevilla et al., 2009). The finding of *M. oeconomus* and *M. gregalis* remains in the Buena Pinta Cave confirms these species arrived well before MIS2.

Whereas the latter species no longer live in the Iberian Peninsula, *C. nivalis* still does, although only in mountainous regions, especially at altitudes of between 1000 and 2600 m (depending on the mountains in question) (Luque-Larena and Gosálbez, 2002). Although temperatures are usually low at this altitude, the species is not as well adapted to the cold as *M. oeconomus* or *M. gregalis* (Nappi, 2002; Pérez-Aranda Serrano, 2009). Its link with mountainous areas lies in that these produce the petricolic environments that provide the species its microhabitat. *Chionomys nivalis* lives in the spaces between rocks (normally of periglacial origin) in open areas, where the conditions of thermal stability upon which the species depend are found (Krystufek and Kovacic, 1989; Luque-Larena et al., 2002). Indeed, *C. nivalis* still lives not too far from the Buena Pinta Cave, at altitudes of over 1800 m (Pérez-Aranda Serrano, 2009). The presence of its remains at the site, which is at 1105 m, indicates that during the Late Pleistocene the conditions it requires were available at lower altitude, i.e., there must have been periglacial scree available and open spaces. For this to have been the case, the temperature must have been lower than it is today. The presence of *C. nivalis* at the cave is therefore an indication of a colder climate having reigned during the Late Pleistocene.

Along with the remains of *M. gregalis*, *M. oeconomus* and *C. nivalis*, the single remain (a jaw fragment) belonging to *O. pusilla* found in level 3 (Laplana et al., 2009) is also indicative of a colder climate during the Late Pleistocene. This lagomorph is no longer found in the Iberian Peninsula, but on the steppes of central Asia. Like *M. gregalis* and *M. oeconomus* the abundance of *O. pusilla* is under 1%. Its identification was in part due to the concerted sampling effort undertaken and the richness of the site in terms of microvertebrate remains. Less intense sampling at other Central System sites of similar age may be the reason why they have not been noticed there – which may have affected the palaeoclimatic interpretations made for these sites. Nonetheless, the small number of remains recovered does indicate a low density of individuals for these species in the area during the Late Pleistocene. The Buena Pinta Cave now marks the second most southerly known Pleistocene site for *M. oeconomus*, and the southwesternmost limit for both *M. gregalis* and *O. pusilla*, and it is well known that population density tends to decrease away from the centre of a species' distribution (Brown, 1984). For *C. nivalis*, the site does not mark its known limit of distribution; it has been cited for the Carihuella Cave in Granada, 400 km to the south (Ruiz Bustos and García Sánchez, 1977; Ruiz Bustos, 2000), in levels chronologically similar to those of the Buena Pinta Cave. This may explain why it is more common than the other cold-climate indicators, although it never surpasses an abundance of 1% in any level.

6. Conclusions

The Buena Pinta Cave provides the southernmost European record of *M. gregalis*, and one of the most southerly (along with those of the Abrigo del Monte [Sevilla et al., 2009] and Peña de Estebanvela [Sesé, 2006, 2013] sites) for *M. oeconomicus*. Thermoluminescence datings of levels 2–5, where these species were found, place them within a time interval ranging from MIS4 to the beginning of MIS3. This confirms that these species were present in the centre of the Iberian Peninsula before the LGM. Neither is currently found in the Peninsula, but farther north and east in Europe and Asia (and indeed in North America in the case of *M. oeconomicus*). They may therefore be considered indicators that the climate was cold when the site formed.

C. nivalis, which still survives in the Peninsula, is also a marker of cold conditions during the Late Pleistocene at the site; it now lives at altitudes of over 1800 m (Pérez-Aranda Serrano, 2009). Since the site is located at 1100 m, the periglacial phenomena that produce the scree among which this animal lives must have been active at this lower altitude during the Late Pleistocene. Such a cold-climate would have produced the more open environments suitable to the species.

The relative and absolute rarity of *M. oeconomicus* and *M. gregalis* at the site may be the result of their lying far from the centres of their distributions – indeed, at the southernmost edge of their ranges. This may explain why they have not been cited from sites of similar age and geographical location; they may not have been common enough for their remains to have been detected.

The presence at the cave of these three rodent species indicates that the climatic conditions of the surrounding region during the middle of the Late Pleistocene were colder than they are today. This agrees with conclusions drawn from the types of pollen found at the site (Ruiz-Zapata et al., 2008, 2012).

Acknowledgements

This work was performed as part of project S2010/BMD-2330, funded by the I + D activities programme for research groups of the *Consejería de Educación de la Comunidad de Madrid*. Excavation and other work at the Pinilla del Valle sites was also funded by the *Museo Arqueológico Regional (MAR) de la Comunidad de Madrid, Grupo Mahou and Canal de Isabel II*. Antonio Ruiz Bustos allowed C.L. to inspect the Las Yedras site collection of small mammals at the *Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra* (CSIC, Granada, Spain). The authors thank the Pinilla del Valle excavation team, without whose help this work would not have been possible, the *CR Palevol* editor and reviewers, M. Torquemada (MAR) for the coprolites photographs, and A. Burton for language and editing assistance.

References

Aguirre, E., Lhenaff, R., Zazo, C., 1973. Nuevos fósiles de elefantes en Andalucía. *Estudios Geol.* 29, 295–306.
 Álvarez-Lao, D., Kahlke, R.-D., García, N., Mol, D., 2009. The Padul mammoth finds – On the southernmost record of *Mammuthus primigenius*

in Europe and its southern spread during the Late Pleistocene. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 278, 57–70.
 Álvarez-Lao, D., García, N., 2010. Chronological distribution of Pleistocene cold-adapted large mammal faunas in the Iberian Peninsula. *Quat. Internat.* 212, 120–128.
 Álvarez-Lao, D., García, N., 2011. Geographical distribution of Pleistocene cold-adapted large mammal faunas in the Iberian Peninsula. *Quat. Internat.* 233, 159–170.
 Arribas, O., 2004. Fauna y paisaje de los Pirineos en la Era Glaciar. Lynx Ed, Barcelona.
 Arsuaga, J.L., Baquedano, E., Pérez-González, A., 2011. Neanderthal and carnivore occupations in Pinilla del Valle sites (Community of Madrid, Spain). In: Oosterbeek, L. (Ed.), *Proceedings of the XV World Congress of the International Union for Prehistoric and Protohistoric Sciences* (Lisbonne, 4–9 September 2006), 2224. BAR International Series, pp. 111–119.
 Arsuaga, J.L., Baquedano, E., Pérez-González, A., Sala, N., Quam, R.M., Rodríguez, L., García, R., García, N., Álvarez-Lao, D., Laplana, C., Huguet, R., Sevilla, P., Maldonado, E., Blain, H.-A., Ruiz-Zapata, M.B., Sala, P., Gil-García, M.J., Uzquiano, P., Pantoja, A., Márquez, B., 2012. Understanding the ancient habitats of the last-interglacial (late MIS 5) Neanderthals of central Iberia: Palaeoenvironmental and taphonomic evidence from the Cueva del Camino (Spain) site. *Quat. Internat.* 275, 55–75.
 Baquedano, E., Arsuaga, J.L., Pérez-González, A., 2010. Homínidos y carnívoros: competencia en un mismo nicho ecológico pleistoceno: los yacimientos del Calvero de la Higuera en Pinilla del Valle. In: Santonja, M. (Ed.), *Actas de las quintas jornadas de Patrimonio Arqueológico en la Comunidad de Madrid, Dirección General de Patrimonio Histórico. Comunidad de Madrid, Madrid*, pp. 61–72.
 Baquedano, E., Márquez, B., Laplana, C., Arsuaga, J.L., Pérez-González, A., 2014. The archaeological sites at Pinilla del Valle (Madrid, Spain). In: Sala Ramos, R. (Ed.), *Pleistocene and Holocene hunter-gatherers in Iberia and the Gibraltar Strait: the current archaeological record*. Universidad de Burgos-Fundación Atapuerca, Burgos, pp. 577–584.
 Blain, H.-A., Laplana, C., Sevilla, P., Arsuaga, J.L., Baquedano, E., Pérez-González, A., 2014. MIS5/4 transition in a mountain environment: Herpetofaunal assemblages from Cueva del Camino, central Spain. *Boreas* 43, 107–120.
 Brown, J.H., 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *Amer. Nat.* 124 (2), 255–279.
 Brunet-Lecomte, P., 1988. Description de trois nouvelles espèces fossiles de campagnols souterrains du Quaternaire d'Europe occidentale (Rodentia, Arvicolidae). *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 307, 1987–1990.
 Cacho, C., Martos, J.A., Jordá-Pardo, J., Yravedra, J., Sesé, C., Zapata, L., Avezuela, B., Valdivia, J., Ruiz, M., Marquer, L., Martín-Lerma, I., Tejero, J.M., 2012. Human landscapes of the Late Glacial Period in the interior of the Iberian Peninsula: La Peña de Estebanvela (Segovia, Spain). *Quat. Internat.* 272–3, 42–54.
 Cuenca-Bescós, G., Canudo, J.I., Laplana, C., 1995. Los arvicolidos (Rodentia, Mammalia) de los niveles inferiores de Gran Dolina (Pleistoceno Inferior, Atapuerca, Burgos, España). *Rev. Esp. Paleontología* 10 (2), 202–218.
 Cuenca-Bescós, G., Straus, L.G., González Morales, M.R., García Pimienta, J.C., 2008. Paleoclima y paisaje del final del Cuaternario en Cantabria: los pequeños mamíferos de la Cueva del Mirón (Ramales de la Victoria). *Rev. Esp. Paleontología* 23 (1), 91–126.
 Ehlers, J., Gibbard, P.L., 2004. Quaternary Glaciations. Extent and Chronology. Part I: Europe. *Developments in Quaternary Science* 2. Elsevier, Amsterdam.
 García, N., Arsuaga, J.L., 2003. Last Glaciation cold-adapted faunas in the Iberian Peninsula. *Deinsea* 9, 159–169.
 Hontecillas, D., Houssaye, A., Laplana, C., Sevilla, P., Arsuaga, J.L., Pérez-González, A., Baquedano, E., Knoll, F., 2015. Reworked marine pythonomorph (Reptilia, Squamata) remains in Late Pleistocene cave deposits in central Spain. *Cretaceous Res.* 54, 188–202.
 Kahlke, R.-D., 1999. The History of the Origin, Evolution and Dispersal of the Late Pleistocene *Mammuthus* – Coelodonta Faunal Complex in Eurasia (Large Mammals). The Mammoth Site of Hot Springs, South Dakota, Inc, Hot Springs.
 Kahlke, R.-D., 2014. The origin of Eurasian Mammoth faunas (*Mammuthus*-*Coelodonta* Faunal Complex). *Quat. Sci. Rev.* 96, 32–49.
 Krystufek, B., Kovacic, D., 1989. Vertical distribution of the Snow vole *Microtus nivalis* (Martins, 1842) in northwestern Yugoslavia. *Z. Säugetierk* 54, 153–156.
 Kurtén, B., 1968. Pleistocene Mammals of Europe. Aldine, Chicago.

- Laplana, C., Sevilla, P., Arsuaga, J.L., López-Martínez, N., Blain, H.-A., 2009. Southernmost record of *Ochotona* (Lagomorpha, Mammalia) in Europe. *J. Vertebr. Paleontol.* 29 (3), 132A.
- Laplana, C., Sevilla, P., 2013. Documenting the biogeographic history of *Microtus cabreræ* through its fossil record. *Mammal Rev.* 43, 309–332.
- Laplana, C., Sevilla, P., Blain, H.-A., Araujo, C., Arsuaga, J.L., Baquedano, E., Pérez-González, A., 2013a. Microvertebrados del nuevo yacimiento "Sondeo Galería" del Calvero de la Higuera (Pleistoceno Medio final, Pinilla del Valle, Madrid). In: Álvarez-Vázquez, C., López-Rodríguez, I. (Eds.), XXIX Jornadas de Paleontología, Libro de resúmenes. Real Jardín Botánico de Córdoba, Córdoba, pp. 87–88.
- Laplana, C., Blain, H.-A., Sevilla, P., Arsuaga, J.L., Baquedano, E., Pérez-González, A., 2013b. Un assemblage de petits vertébrés hautement diversifié de la fin du MIS5 dans un environnement montagnard au centre de l'Espagne (Cueva del Camino, Pinilla del Valle, Communauté Autonome de Madrid). *Quaternaire* 24 (2), 207–216.
- Lister, A.M., 1997. The evolutionary response of vertebrates to Quaternary environmental change. *NATO ASI Series I* 47, 287–302.
- López-García, J.M., 2011. Los micromamíferos del Pleistoceno Superior de la Península Ibérica. Evolución de la diversidad taxonómica y cambios paleoambientales. Editorial Académica Española, Saarbrücken.
- López-García, J.M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., Ruiz-Zapata, M.B., Dorado-Valiño, M., Gil-García, M.J., Valdeolmillos, A., Ortega, A.I., Carretero, J.M., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2010. Palaeoenvironmental and paleoclimatic reconstruction of the Latest Pleistocene of El Portalón Site, Sierra de Atapuerca, northwestern Spain. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 292, 453–464.
- Lorenzo, C., Navazo, M., Díez, J.C., Sesé, C., Arcerredillo, D., Jordá-Pardo, J.F., 2012. New human fossil to the last Neanderthals in central Spain (Jarama VI, Valdesotos, Guadalajara, Spain). *J. Hum. Evol.* 62, 720–725.
- Luque-Larena, J.J., Gosálbez, J., 2002. *Chionomys nivalis* Martins, 1842. In: Palomo, L.J., Gisbert, J. (Eds.), Atlas de los Mamíferos terrestres de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SECEM-SECEMU, Madrid, pp. 366–369.
- Luque-Larena, J.J., López, P., Gosálbez, J., 2002. Microhabitat use by the snow vole *Chionomys nivalis* in alpine environments reflects rock-dwelling preferences. *Can. J. Zool.* 80, 36–41.
- Musser, G.M., Carleton, M.D., 2005. Superfamily Muroidea. In: Wilson, D.E., Reeder, D.M. (Eds.), *Mammal Species of the World: A taxonomic and geographic reference*. Third ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 894–1531.
- Nadachowski, A., 1991. Systematics, geographic variation, and evolution of snow voles (*Chionomys*) based on dental characters. *Acta Theriol.* 36 (1–2), 1–45.
- Nappi, A., 2002. Vertical distribution of the snow vole *Chionomys nivalis* (Martins, 1842) (Rodentia, Arvicolidae) in Italy. *Hystrix* 13 (1–2), 45–52.
- Pemán, E., 1985. Aspectos climáticos y ecológicos de los micromamíferos del yacimiento de Erralla. *Munibe* 37, 49–57.
- Pemán, E., 1994. Los micromamíferos de Laminak II (Berritua, Bizkaia). *Kobie (Ser. Paleontol.)* 21, 225–233.
- Pérez-Aranda Serrano, D., 2009. Biología, ecología, genética y conservación del topillo nival (*Chionomys nivalis*) en Peñalara y en Sierra Nevada. PhD Thesis. Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- Pérez-González, A., Karampaglidis, T., Arsuaga, J.L., Baquedano, E., Báez, S., Gómez, J.J., Panera, J., Márquez, B., Laplana, C., Mosquera, M., Huguet, R., Sala, P., Arriaza, M.C., Benito, A., Aracil, E., Maldonado, E., 2010. Aproximación geomorfológica a los yacimientos del Pleistoceno Superior del Calvero de la Higuera en el Valle Alto del Lozoya (Sistema Central Español, Madrid). *Zona Arqueológica* 13, 403–420.
- Pinto-Llona, A.C., Clarck, G., Karkanas, P., Blackwell, B., Skinner, A.R., Andrews, P., Reed, K., Miller, A., Macías-Rosado, R., Vakiarta, J., 2012. The Sopena Rockshelter, a new site in Asturias (Spain) bearing evidence on the Middle and early Upper Palaeolithic in northern Iberia. *Munibe (Antropol.-Arkeol.)* 63, 45–79.
- Prieto Cana, D., de Lucio, J.V., 1995. Especies y hábitats del Valle Alto del Lozoya: conocimiento actual sobre su estado de conservación. *Cent. Invest. Esp. Nat. Prot. Fernando González Bernáldez, Ser. docs.* 17, 1–88.
- Pushkina, D., 2007. The Pleistocene easternmost distribution in Eurasia of the species associated with the Eemian *Palaeoloxodon antiquus* assemblage. *Mammal Rev.* 37, 224–245.
- Rodríguez, J., Burjachs, F., Cuenca-Bescós, G., García, N., van der Made, J., Pérez-González, A., Blain, H.-A., Expósito, I., López-García, J.M., García Antón, M., Allué, E., Cáceres, I., Huguet, R., Mosquera, M., Ollé, A., Rosell, J., Parés, J.M., Rodríguez, X.P., Díez, J.C., Rofes, J., Sala, R., Saldí, P., Vallverdú, J., Bennisar, M.L., Blasco, R., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2011. One million years of cultural evolution in a stable environment at Atapuerca (Burgos, Spain). *Quat. Sci. Rev.* 30, 1396–1412.
- Rofes, J., García-Ibaibarriaga, N., Murelaga, X., Arrizabalaga, A., Iriarte, M.-J., Cuenca-Bescós, G., Villaluenga, A., 2012. The southwesternmost record of *Sicista* (Mammalia: Dipodidae) in Eurasia, with a review of the palaeogeography and palaeoecology of the genus in Europe. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 348–9, 67–73.
- Ruiz Bustos, A., 1978. Edad y estudio faunístico del yacimiento kárstico de Las Yedras (sierra de Alfaguara, Granada). *Estudios Geol.* 34, 323–330.
- Ruiz Bustos, A., 2000. Estudio paleoecológico de los sedimentos con presencia del hombre de Neandertal en la Cueva de la Carihuela (Piñar, Granada). Ayuntamiento de Piñar, Piñar.
- Ruiz Bustos, A., García Sánchez, M., 1977. Las condiciones ecológicas del Musteriense en las depresiones granadinas. La fauna de micromamíferos en la cueva de La Carigüela (Piñar, Granada). *Cuad. Prehist. Univ. Granada* 2, 7–17.
- Ruiz-Zapata, B., Gómez González, C., Gil-García, M.J., Pérez-González, A., López-Sáez, J.A., Arsuaga, J.L., Baquedano, E., 2008. Evolución de la vegetación durante el Pleistoceno Superior y el Holoceno en el valle alto del río Lozoya. Yacimiento arqueopaleontológico de la cueva de la Buena Pinta (Pinilla del Valle, Sistema Central Español). *Geogaceta* 44, 83–86.
- Ruiz-Zapata, B., Gil-García, M.J., Uzquiano, P., 2012. Calvero de la Higuera. In: Carrión, J.S. (Ed.), Paleoflora y paleovegetación de la Península Ibérica e Islas Baleares: Plioceno-Cuaternario. Ministerio de Economía y Competitividad, Gobierno de España, Madrid, pp. 541–545.
- Sala, M.T.N., Arsuaga, J.L., Laplana, C., Ruiz-Zapata, B., Gil-García, M.J., García, N., Aranburu, A., Alga, M., 2011. Un paisaje de la Meseta durante el Pleistoceno Superior. Aspectos paleontológicos de la Cueva de la Zarzamora (Segovia, España). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Geol.)* 105 (1–4), 67–85.
- Sala, N., Alga, M., Gómez-Olivencia, A., Pablos, A., Bonmatí, A., Rodríguez, L., García, R., Arsuaga, J.L., 2013. Nuevos restos humanos procedentes de la Cueva de la Zarzamora (Segovia, España). *Munibe* 64, 105–116.
- Sesé, C., 2005. Aportación de los micromamíferos al conocimiento paleoambiental del Pleistoceno Superior en la Región Cantábrica: Nuevos datos y síntesis. Museo de Altamira, Monografías 20, 167–200.
- Sesé, C., 2006. Micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera) de la Peña de Estebanvela (Segovia). In: Cacho Quesada, C., Ripoll López, S., Muñoz Ibáñez, F.J. (Eds.), La Peña de Estebanvela (Estebanvela-Ayllón, Segovia), 17. Grupos Magdalenienses en el Sur del Duero. Arqueología en Castilla y León, pp. 145–166.
- Sesé, C., 2013. Nuevos datos sobre los micromamíferos del yacimiento de La Peña de Estebanvela (Segovia). In: Cacho, C. (Ed.), Ocupaciones magdalenienses en el interior de la Península Ibérica. La Peña de Estebanvela (Ayllón, Segovia). Junta de Castilla y León – CSIC, Madrid, pp. 157–182.
- Sesé, C., Sevilla, P., 1996. Los micromamíferos del Cuaternario peninsular español: cronoestratigrafía e implicaciones bioestratigráficas. *Rev. Esp. Paleontol.*, 278–287.
- Sesé, C., Rubio-Jara, S., Panera, J., Pérez-González, A., 2011. Micromamíferos del Pleistoceno Superior del yacimiento de PRERESA en el valle del Manzanares y su contribución a la reconstrucción paleoambiental de la cuenca de Madrid durante el Pleistoceno. *Estudios Geol.* 67 (2), 471–494.
- Sevilla, P., Laplana, C., Blain, H.-A., Colino, F., Rodríguez, R., Vega Toscano, G., 2009. Microvertebrados del nuevo yacimiento del Pleistoceno superior tardío del Abrigo del Monte (El Vellón, Madrid). In: Palmqvist, P., Pérez-Claros, J.A. (Eds.), Comunicaciones de las XXV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Universidad de Málaga, Málaga, pp. 263–267.
- Sommer, R.S., Nadachowski, A., 2006. Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mammal Rev.* 36, 252–265.
- Van der Meulen, A., 1973. Middle Pleistocene Smaller Mammals from the Monte Peglia (Orvieto, Italy), with Special Reference to the Phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). *Quaternaria* 17, 1–144.
- Von Koenigswald, W., 2003. Mode and causes for the Pleistocene turnovers in the mammalian fauna of central Europe. *Deinsea* 10, 305–312.

9.4. Cambios en la distribución geográfica de *Microtus oeconomus* en la península ibérica desde el final del Pleistoceno Medio hasta el Holoceno

9.4.1. Introducción

En este apartado, se analizan con más detalle los cambios en la distribución geográfica de *Microtus oeconomus*. Se ha seleccionado este taxón como representante de las faunas de micromamíferos con preferencias por climas fríos que habitaron la península ibérica durante el Pleistoceno Superior por los siguientes motivos:

- Está presente en los yacimientos de Pinilla del Valle, donde está representada por dos formas que, dependiendo de la opinión de distintos autores, se consideran subespecies de la misma especie (*M. oeconomus*; Nadachowski *et al.*, 2009) o especies separadas (*M. oeconomus* y *M. malei*) (ver Pemán, 1985 y Sesé, 2005, 2007, para una discusión sobre esta cuestión en relación con yacimientos ibéricos). En este trabajo, se ha considerado al topillo de Male como una subespecie cronológica del topillo nórdico, siguiendo la interpretación de Nadachowski *et al.* (2009) y Valde-Nowak y Nadachowski (2014), como se justifica en el anexo VI. En los yacimientos de Pinilla del Valle se ha reconocido la presencia de *M. oeconomus malei* en la Cueva del Camino (Toni y Molero, 1990; Arsuaga *et al.*, 2012; anexo VI) y de *M. oeconomus* ssp. en la Cueva de la Buena Pinta (Laplana *et al.*, 2016).
- Cuenta con una mayor densidad de registros a lo largo del Pleistoceno Superior que otras especies de micromamíferos con preferencias por climas fríos, como *Microtus gregalis*, *Sicista betulina*, *Cricetus cricetus*, *Lepus timidus*, *Ochotona pusilla* o las especies del género *Spermophilus*.

9.4.2. Metodología

La metodología seguida para explorar las variaciones en la distribución geográfica de esta especie es la misma que la expuesta en el trabajo de Laplana y Sevilla (2013). El rango cronológico en el que este taxón está presente en la península ibérica se ha dividido en una serie de intervalos para reconocer los patrones de cambio en la distribución a lo largo del tiempo: MIS6, MIS5-4 (ante la reducida duración del MIS4,

se ha optado por agruparlo con el MIS5), MIS3, MIS2 (hasta el inicio del Holoceno, hace 12 ka, y no hasta el final de este estadio isotópico, hace 14,5 ka) y Holoceno. Estos intervalos no tienen la misma duración, pero su uso permite utilizar el mayor número de registros en el análisis. La duración y los límites cronológicos de los estadios isotópicos marinos son los propuestos por Lisiecki y Raymo (2005).

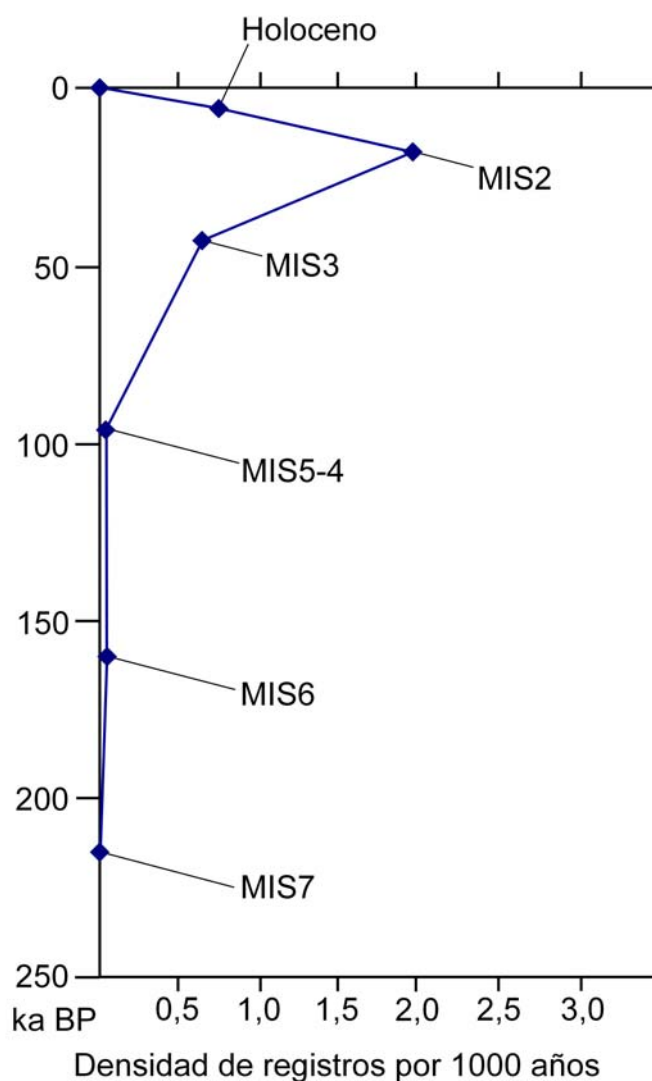


Figura 9.1. Variaciones en la densidad de registros de M. oeconomus a lo largo del tiempo, desde finales del Pleistoceno Medio a la actualidad. Los valores han sido obtenidos dividiendo el número de registros disponibles en cada intervalo temporal por su duración en miles de años.

9.4.3. Resultados

En total, tras la revisión de los datos publicados sobre la especie, se han obtenido 81 registros de la especie correspondientes a un intervalo de tiempo que abarca desde

finales del Pleistoceno Medio hasta el Holoceno tardío (anexo VII). Algunas de estas citas (5) corresponden a identificaciones erróneas o su atribución cronológica inicial ha sido modificada, por lo que han sido excluidas del análisis o su cronología ha sido corregida. En otros casos (8), los datos cronológicos son demasiado imprecisos como para incluir las citas en alguna de las divisiones cronológicas que se han considerado en el intervalo de tiempo analizado. Finalmente, se han retenido 68 registros, que son los que sirven de base para el estudio (anexo VII).

La distribución de estos registros no es homogénea para el intervalo temporal considerado. En la figura 9.1 se ha representado la densidad de registros a lo largo del tiempo. Se aprecia que esta es muy baja desde la primera aparición de este taxón en la península (MIS6) hasta el MIS5-4. En el MIS3 la densidad de registros aumenta, y se hace mucho mayor en el MIS2. A partir de este momento, la densidad decrece hasta la actualidad, en que la especie ha desaparecido de la península ibérica.

Para apreciar los cambios en la distribución de la especie, los registros disponibles para cada intervalo cronológico considerado se han representado en un mapa (Fig. 9.2) tomando como referencia la base topográfica del Atlas of European Mammals (Mitchell-Jones *et al.*, 1999), que divide la superficie del continente en cuadros UTM de 50 x 50 km.

Los primeros registros de *M. oeconomus* se encuentran en yacimientos del País Vasco en cronologías que probablemente corresponden al MIS6. Se trata de los registros de *M. oeconomus* del nivel 4 de Ventalaperra (Murelaga *et al.*, 2007), el nivel K de Lezetxiki II (García-Ibaibarriaga, 2012) y el nivel VI de Arlanpe (García-Ibaibarriaga *et al.*, 2013). Ninguno de estos registros está asociado a dataciones numéricas. En el caso de Ventalaperra, Ríos-Garaizar (2016) establece la cronología del nivel 4 (también llamado nivel III en las excavaciones antiguas de este yacimiento) dentro del Pleistoceno Medio tardío a partir de las características del conjunto de industria lítica, atribuido al Paleolítico Medio temprano. El nivel K de Lezetxiki II ha sido incluido en el MIS6 a partir del contexto ambiental inferido de su asociación de microvertebrados, y por encontrarse inmediatamente por debajo de otro nivel (J) para el que se ha propuesto una edad dentro de las primeras fases del MIS5 (García-Ibaibarriaga, 2012). Respecto al nivel VI de Arlanpe, Ríos-Garaizar *et al.* (2015) proponen una cronología en la parte

final del MIS6 para la secuencia estratigráfica SQ2 en la que el nivel VI está incluido, a partir de la interpretación cronológica de la serie estratigráfica del yacimiento considerando los datos disponibles de distintas disciplinas.

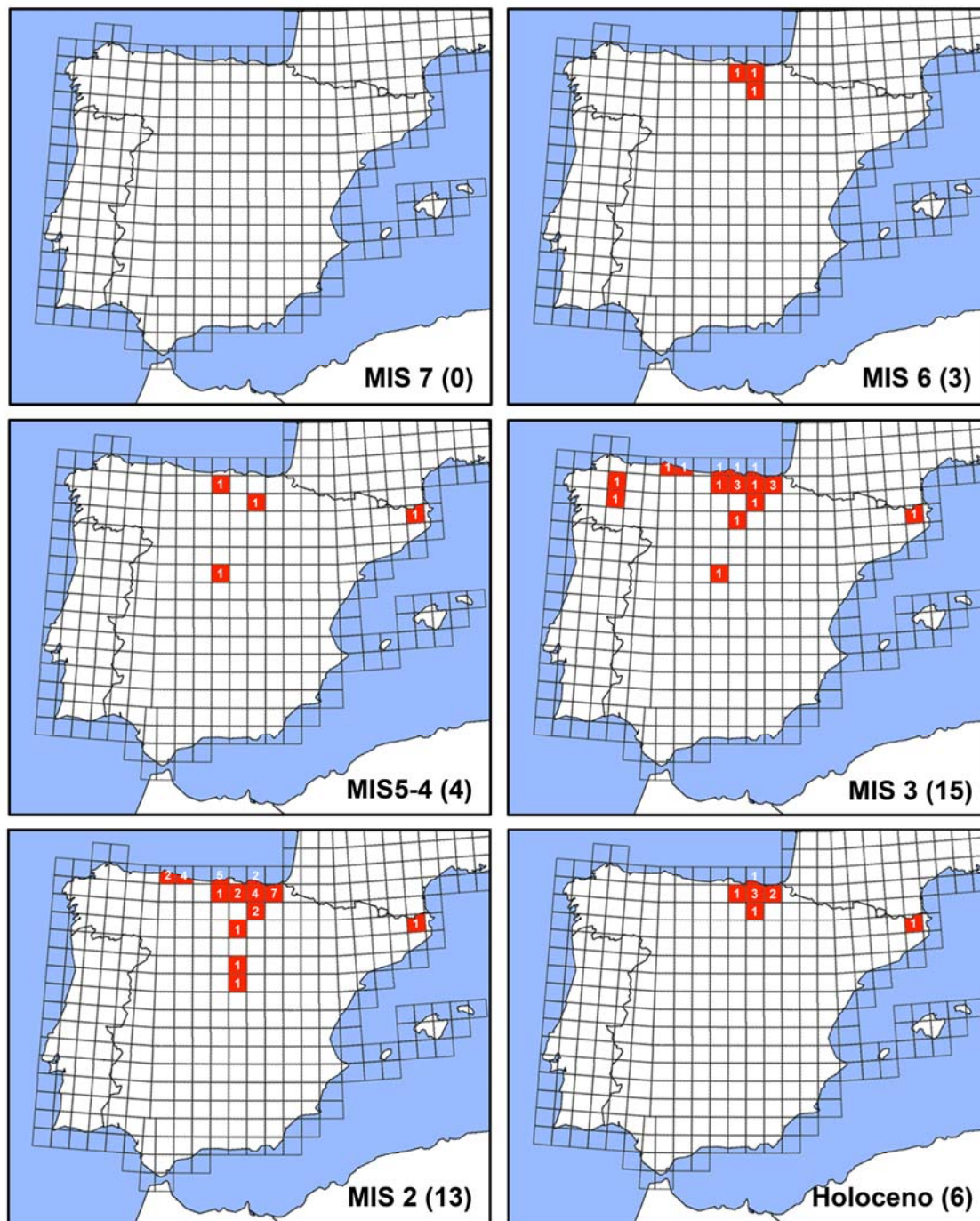


Figura 9.2. Mapas con la distribución geográfica de los registros de *Microtus oeconomus* en cada intervalo cronológico considerado en este trabajo. En la esquina inferior derecha de cada mapa, se indica el estadio isotópico marino (MIS) al que corresponde y el número de cuadros UTM en que la especie está presente. El número dentro de cada cuadro UTM expresa el número de registros del taxón para ese cuadro en el intervalo temporal considerado.

Durante el MIS5 y el MIS4, *M. oeconomus* ha sido identificado en cuatro yacimientos. Se trata de los niveles V y IV de Arlanpe (García-Ibaibarriaga *et al.*, 2013), el nivel 21 de la Cueva del Castillo (Sánchez, 1983), el nivel IV de la Cova 120 (Agustí *et al.*, 1991) y el sector norte de la Cueva del Camino (Toni y Molero, 1990; Arsuaga *et al.*, 2012). En los tres primeros la especie identificada fue *M. oeconomus* y en el último, *M. oeconomus malei* (anexo VI). De todos ellos, el registro de *M. oeconomus malei* de la Cueva del Camino, (90.9 ± 7.8 ka y 91.6 ± 8.1 ka; Arsuaga *et al.*, 2012) y el de *M. oeconomus* de la Cueva del Castillo (69.3 ± 9.1 ka; Rink *et al.*, 1997) cuentan con dataciones numéricas asociadas. Para los niveles V y IV de Arlanpe, que se encuentran dentro de la secuencia estratigráfica SQ3, Rios-Garaizar *et al.* (2015) proponen su inclusión en el MIS5 a partir de la interpretación cronológica del conjunto estratigráfico del yacimiento, considerando múltiples evidencias. El nivel IV de la Cova 120 fue adscrito a un episodio frío del MIS5 a partir de la interpretación paleoecológica de la asociación de fauna, de la presencia de industrias del Paleolítico medio arcaicas y de la posición de este nivel inmediatamente por debajo de una costra carbonatada datada por el método de U/Th en 57.9 ± 6.8 - 6.5 ka (García y Bischoff, en Agustí *et al.*, 1991). En este intervalo temporal, la distribución de *M. oeconomus* es más amplia que en el MIS6 (Fig. 9.2), ya que además de seguir presente en la región cantábrica oriental, se encuentra ya en el centro de la península y en los Pirineos orientales.

En el MIS3, *M. oeconomus* alcanza su máxima extensión en la península ibérica (Fig. 9.2), estando presente en 15 cuadros UTM, en los que se reparten los 19 registros identificados para este intervalo temporal. El taxón se extiende por toda la región cantábrica, alcanzando el este de Galicia, y sigue estando presente en el centro de la península y en los Pirineos orientales. Durante este intervalo, todas las citas corresponden a *M. oeconomus*, excepto la del nivel IV de Lezetxiki, que fue identificada como *M. malei* por Chaline (1970).

El MIS2 es el intervalo en el que la densidad de registros es la mayor a lo largo del período de presencia de *M. oeconomus* en la península (Fig. 9.1). Ello se debe tanto al mayor número de registros (33) como a la menor duración del intervalo (11 ka, teniendo en cuenta que, como se indica más arriba, se ha hecho coincidir el límite de este intervalo con la base del Holoceno, aunque no sea así). La gran mayoría de las citas corresponden a *M. oeconomus* (o *M. ratticeps*, que es un sinónimo posterior de *M.*

oeconomus), salvo la de Erralla, en donde fue identificado *M. gr. ratticeps-malei* (Pemán, 1985). Respecto al MIS3, la distribución de este taxón se reduce ligeramente (está presente en 13 cuadros UTM en lugar de los 15 del MIS3; Fig. 9.2). Esta reducción se debe a la ausencia de citas en la parte más occidental de la región cantábrica (Galicia). Un registro en esta región procedente de la Cueva de Valdavara (López-García *et al.*, 2008) parece corresponder a un error de identificación, ya que la presencia de *M. oeconomus* no se mantiene en posteriores publicaciones sobre el yacimiento (López-García *et al.*, 2011).

En el Holoceno se produce una importante reducción tanto de la densidad de registros como de la extensión de la distribución geográfica de la especie. Las citas en este intervalo (9) están confinadas a la región cantábrica oriental (8) y a los Pirineos orientales (1). En la región cantábrica oriental, está presente desde el Epipaleolítico (Antoliñako Koba; Rofes *et al.*, 2015) hasta la época tardorromana (Cueva de Amalda; Pemán, 1990), que constituye el hallazgo más reciente de esta especie de toda la península. En los Pirineos orientales, el único registro procede de la Cova dels Ermitons, del nivel II de cronología imprecisa dentro del Neolítico-Edad del Bronce-Edad del Hierro (Alcalde Gurt, 1982). Todas las citas corresponden a *M. oeconomus*, salvo la de Erralla, donde fue identificado *M. gr. ratticeps-malei* (Pemán, 1985).

9.4.4. Discusión

Los cambios en la distribución geográfica de *M. oeconomus* en la península ibérica son consecuentes con las preferencias climáticas de este taxón. *M. oeconomus* es en la actualidad el único topillo con una distribución holártica. En Eurasia se encuentra en el centro y norte de Europa, Siberia, norte y este de Kazakhstan, noroeste de China y norte de Mongolia. En Norteamérica habita Alaska, noroeste de Canadá y también algunas islas del Pacífico norte, en su mayor parte por encima del paralelo 50° (Shenbrot y Krasnov, 2005) (Fig. 9.3). Todas estas regiones tienen en la actualidad un clima más frío que el que existe en la península ibérica en la actualidad, o el que existió en este territorio durante los interglaciares. Por tanto, su presencia en la península está vinculada precisamente a los momentos fríos del Pleistoceno. Su entrada en la península tuvo lugar, a partir del registro fósil conocido, probablemente en el MIS6, aunque los yacimientos más antiguos en los que se ha identificado no cuentan con dataciones

numéricas, y su edad ha sido estimada a partir de la interpretación de distintas líneas de evidencia (características de los conjuntos líticos asociados, fechas para niveles suprayacentes, contexto paleoecológico inferido a partir de las asociaciones de vertebrados). Con los datos disponibles, no es posible precisar en qué momento del MIS6 se produjo esta entrada, aunque hay que tener en cuenta que las condiciones más frías de este estadio se produjeron al final del mismo, entre hace 155-130 ka (Roucoux *et al.*, 2011), intervalo que pudo ser comparable al MIS2 (Margari *et al.*, 2010). La existencia de dos conjuntos de registros de este taxón ampliamente separados geográficamente a ambos lados de los Pirineos en el período comprendido entre el final del Pleistoceno Medio y el inicio del Pleistoceno Superior (MIS6-4) sugiere que hubo dos vías de entrada a la península, una en el extremo este de los Pirineos orientales, y otra en el extremo oeste de los Pirineos occidentales. Estas dos vías de acceso de fauna de clima frío a la península ya habían sido propuestas por Crusafont (1961) para el Würm. Más recientemente, Álvarez-Lao y García (2011) precisan que estas vías corresponden muy probablemente con los espacios emergidos de la plataforma continental a ambos lados de los Pirineos en los momentos en los que el nivel del mar estuvo muy por debajo del actual coincidiendo con los momentos más fríos del Pleistoceno Superior. Laplana *et al.* (2015) apuntan que además en estos momentos se produjo una reducción de las masas forestales en torno a esta cordillera (Sánchez-Goñi *et al.*, 2008), lo que facilitó la dispersión de algunas especies para las que los bosques podían representar una barrera ecológica.

La mayor densidad de registros se produjo durante el MIS2, estadio en el que las condiciones climáticas en la península fueron en general secas y frías (Fletcher y Sánchez-Goñi, 2008). Cuando, con el paso al Holoceno, las temperaturas se recuperaron, la especie quedó acantonada en las regiones más septentrionales de su anterior distribución en la península, a ambos lados de los Pirineos (este y oeste). Probablemente, la modificación del paisaje natural por la actividad humana y la tendencia hacia condiciones climáticas más secas que se infieren en la península a partir del Óptimo Climático Holoceno condujeron a su extinción en este territorio.

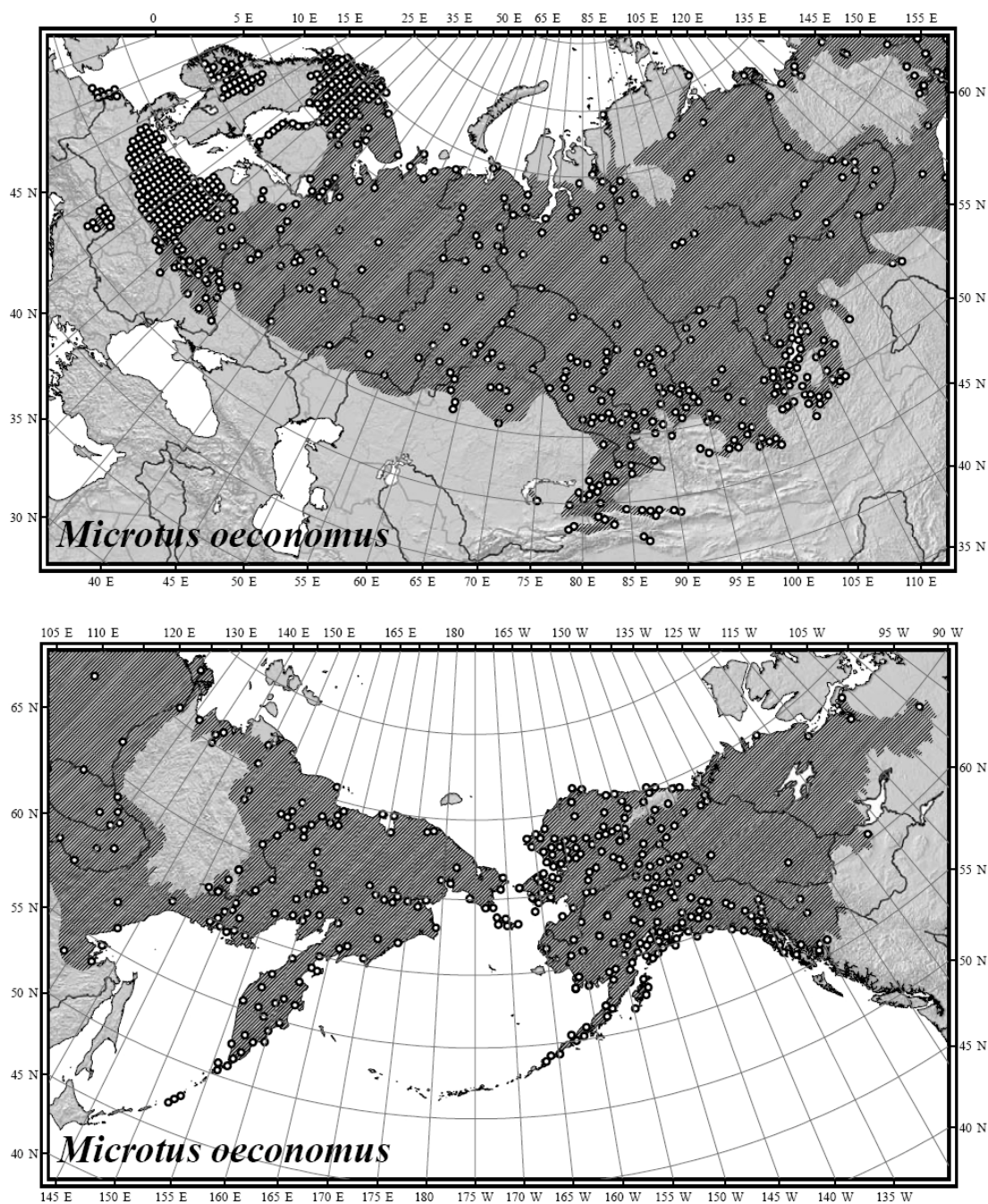


Figura 9.3. Mapa de la distribución actual del topillo nórdico *Microtus oeconomus* (según Shenbrot y Krasnov, 2005).

9.5. Conclusiones

El registro paleontológico de los yacimientos de Pinilla del Valle permite realizar aportaciones relevantes al estudio de los micromamíferos con preferencias por clima frío que habitaron la península durante el Pleistoceno Superior. En la Cueva del Camino

se encuentra la especie *M. oeconomus malei* (Toni y Molero, 1990; Laplana *et al.*, 2013; anexo VI), que representa el registro más antiguo asociado a dataciones numéricas de *M. oeconomus* en la península ibérica. La Cueva de la Buena Pinta incluye uno de los registros más meridionales de toda Europa de *M. oeconomus* (Laplana *et al.*, 2016), junto con los de la Peña de Estebanvela (Sesé, 2007, 2013) y el Abrigo del Monte (Sevilla *et al.*, 2009), todos ellos en el sector central de la península ibérica. En el caso de *M. oeconomus*, su registro en este yacimiento permite confirmar la presencia de esta especie en el centro de la península al final del MIS4 o comienzos del MIS3. La Cueva de la Buena Pinta incluye también el registro más meridional de Europa de la especie *M. gregalis* (Laplana *et al.*, 2016) y el único para toda la península de *O. cf. pusilla*, que supone también el registro más sudoccidental de esta especie en Europa (Laplana *et al.*, 2015).

La presencia de este conjunto de especies en la Cueva de la Buena Pinta permiten confirmar que las condiciones que existieron cuando se depositaron los niveles en que se encuentran eran más frías que las actuales (Laplana *et al.*, 2015, 2016).

Se propone que los momentos más favorables para la entrada de estas especies en la península ibérica fueron el MIS6 y el intervalo MIS4-2, debido a la combinación de un nivel del mar mucho más bajo que el actual y una reducción de las masas forestales en torno a los Pirineos (Laplana *et al.*, 2015).

En el caso de *M. oeconomus*, se confirma que la entrada se produjo durante el MIS6, debido a la existencia de registros con dataciones numéricas en el MIS5 y de otros registros con dataciones inferidas en el MIS6. Se confirma también que la entrada se produjo por dos pasillos situados a ambos lados de los Pirineos, como lo sugiere la concentración de registros en esas regiones. La máxima densidad de registros de este taxón se produjo durante el MIS2, coincidiendo con las etapas más frías del Pleistoceno Superior. A partir de ese momento, la densidad de registros decrece hasta la extirpación de la especie del territorio ibérico.

9.6. Referencias

Agustí, B., Alcalde, G., Güell, A., Juan-Muns, N., Rueda, J. M. y Terradas, X. (1991). La cova 120, parada de caçadors-recollectors del paleolític mitjà. *Cypsela*, 9: 7-20.

Alcalde Gurt, G. (1982). Presència interessant de *Pliomys lenki* i de *Microtus oeconomus* en el reompliment de la cova dels Ermitons (La Garrotxa, Girona). *Acta Geològica Hispànica*, 17: 281-282.

Álvarez-Lao, D. y García, N. (2011). Geographical distribution of Pleistocene cold-adapted large mammal faunas in the Iberian Peninsula. *Quaternary International*, 233: 159-170.

Arsuaga, J. L., Baquedano, E., Pérez-González, A., Sala, N., Quam, R. M., Rodríguez, L., García, R., García, N., Álvarez-Lao, D., Laplana, C., Huguet, R., Sevilla, P., Maldonado, E., Blain, H.-A., Ruiz-Zapata, M. B., Sala, P., Gil-García, M. J., Uzquiano, P., Pantoja, A. y Márquez, B. (2012). Understanding the ancient habitats of the last-interglacial (late MIS 5) Neanderthals of central Iberia: Palaeoenvironmental and taphonomic evidence from the Cueva del Camino (Spain) site. *Quaternary International*, 275: 55-75.

Chaline, J. (1970). *Pliomys lenki*, forme relique dans la microfaune du Würm ancien de la Grotte de Lezetxiki (Guipúzcoa-Espagne). *Munibe*, 1-2: 43-49.

Crusafont Pairó, M. (1961). El cuaternario español y su fauna de mamíferos: ensayo de síntesis. *Revista de la Facultad de Ciencias*, II (2): 181-199.

Fletcher, W. J. y Sánchez Goñi, M. F. (2008). Orbital- and sub-orbital-scale climate impacts on vegetation of the western Mediterranean basin over the last 48000 yr. *Quaternary Research*, 70: 451-464.

García Ibaibarriaga, N. (2012). El registro de micromamíferos del nivel basal de Lezetxiki II (Arrasate, País Vasco). *Estudios de Cuaternario*, 2: 71-84.

García-Ibaibarriaga, N., Murelaga Bereikua, X., Bailon, S., Rofes Chávez, J. y Ordiales Castrilo, A. (2013). Estudio de los microvertebrados de la Cueva de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia). *Kobie, serie Excavaciones Arqueológicas en Bizkaia*, 3: 81-110.

Laplana, C. y Sevilla, P. (2013). Documenting the biogeographic history of *Microtus cabreræ* through its fossil record. *Mammal Review*, 43: 309-332.

Laplana, C., Blain, H.-A., Sevilla, P., Arsuaga, J. L., Baquedano, E. y Pérez-González, A. (2013). Un assemblage de petits vertébrés hautement diversifié de la fin du MIS5 dans un environnement montagnard au centre de l'Espagne (Cueva del Camino, Pinilla del Valle, Communauté Autonome de Madrid). *Quaternaire*, 24 (2): 207-216.

Laplana, C., Sevilla, P., Arsuaga, J. L., Arriaza, M. C., Baquedano, E., Pérez-González, A. y López-Martínez, N. (2015). How far into Europe Did Pikas (Lagomorpha: Ochotonidae) Go during the Pleistocene? New Evidence from Central Iberia. *PLoS One*, 10 (11): e0140513:1-17.

Laplana, C., Sevilla, P., Blain, H.-A., Arriaza, M. C., Arsuaga, J. L., Pérez-González, A. y Baquedano, E. (2016). Cold-climate rodent indicators for the Late Pleistocene of Central Iberia: New data from the Buena Pinta Cave (Pinilla del Valle, Madrid Region, Spain). *Comptes Rendus Palevol*, 15: 696-706.

Lisiecki, L. E. y Raymo, M. E. (2005). A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}\text{O}$ records, *Paleoceanography*, 20, PA1003, doi:10.1029/2004PA001071.

López-García, J. M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., Vaquero, M., Alonso, S. y Alonso, C. (2008). Primeros datos sobre los microvertebrados (Amphibia, Squamata y Mammalia) del Pleistoceno Superior final-Holoceno de la Cueva de Valdavara-1 (Becerreá, Lugo). En: Libro de resúmenes, XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Colunga, 142-143.

López-García, J. M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., Alonso, C., Alonso, S. y Vaquero, M. (2011). Small vertebrates (Amphibia, Squamata, Mammalia) from the late

Pleistocene-Holocene of the Valdavara-1 cave (Galicia, northwestern Spain). *Geobios*, 44: 253-269.

Margari, V., Skinner, L. C., Tzedakis, P. C., Ganopolski, A., Vautravers, M. y Shackleton, N. J. (2010). The nature of millennial-scale climate variability during the past two glacial periods. *Nature Geoscience*, 3: 127-131.

Mitchell-Jones, A. J., Amori, G., Bogdanowicz, W., Krystufek, B., Reijnders, P. J. H., Spitzenberger, F., Stubbe, J., Thissen, J. B. M., Vohralik, V. y Zima, J. (1999). *The Atlas of European Mammals*. T. and A. D. Poyser Ltd./Societas Europaea Mammalogica, London, UK.

Murelaga, X., Saez de Lafuente, X., Castaños, P., Ruiz Idarraga, E., d'Errico, F. y Zubeldia, H. (2007). Estudio de los micromamíferos del Pleistoceno superior de Ventalaperra (Karrantza, Bizkaia). *Geogaceta*, 42: 95-98.

Nadachowski, A., Zarski, M., Urbanowski, M., Wojtal, P., Miekina, B., Lipecki, G., Ochman, K., Krawczyk, M., Jakubowski, G. y Tomek, T. (2009). Late Pleistocene environment of the Czestochowa upland (Poland) reconstructed on the basis of faunistic evidence from archaeological cave sites. *Institute of Systematics and Evolution of Animals*, 1-112.

Pemán, E. (1985). Aspectos climáticos y ecológicos de los micromamíferos del yacimiento de Erralla. *Munibe*, 37: 49-57.

Pemán, E. (1990). Los micromamíferos de la Cueva de Amalda y su significado. Comentarios sobre *Pliomys lenki* (Heller, 1930) (Rodentia, Mammalia). En: Altuna, J., Baldeón, A. y Mariezkurrena, K. (eds.), *El yacimiento prehistórico de la cueva de Amalda*. Ed. Eusko Ikaskuntza, 225-238.

Rink, W. J., Schwarcz, H. P. y Lee, H. K. (1997). ESR dating of Mousterian levels at El Castillo Cave. Cantabria, Spain. *Journal of Archaeological Science*, 24: 593-600.

Rios-Garaizar, J. (2016). A new chronological and technological synthesis for Late Middle Paleolithic of the Eastern Cantabrian Region. *Quaternary International*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2016.02.020>.

Rios-Garaizar, J., Garate Maidagan, D., Gómez-Olivencia, A., Iriarte, E., Arceredillo-Alonso, D., Iriarte-Chiapusso, M. J., Garcia-Ibaibarriaga, N., García-Moreno, A., Gutierrez-Zugasti, I., Torres, T., Aranburu, A., Arriolabengoa, M., Sallon, S., Murelaga, X., Ordiales, A., Ortiz, J. E., Rofes, J. y San Pedro, Z. (2015). Short-term Neandertal occupations in the late Middle Pleistocene of Arlanpe (Lemoa, northern Iberian Peninsula). *Comptes Rendus Palevol*, 14: 233-244.

Rofes, J., García-Ibaibarriaga, N., Aguirre, M., Martínez-García, B., Ortega, L., Zuluaga, M. C., Bailon, S., Alonso-Olazabal, A., Castaños, J. y Murelaga, X. (2015). Combining Small-Vertebrate, Marine and Stable-Isotope Data to Reconstruct Past Environments. *Scientific Reports*, 5: 14219, doi: 10.1038/srep14219 (2015).

Roucoux, K. H., Tzedakis, P. C., Lawson, I. T. y Margari, V. (2011). Vegetation history of the penultimate glacial period (Marine Isotope Stage 6) at Ioannina, north-west Greece. *Journal of Quaternary Science*, 26 (6), 616-626.

Sánchez, A. (1983). Estudio comparativo de las faunas pleistocénicas y actuales de micromamíferos (insectívoros y roedores) en Puentevesgo (Santander). Tesis de licenciatura, Cátedra de Zoología de Vertebrados, Universidad Complutense.

Sánchez-Goñi, M. F., Landais, A., Fletcher, W. J., Naughton, F., Desprat, S. y Duprat, J. (2008). Contrasting impacts of Dansgaard-Oeschger events over a western European latitudinal transect modulated by orbital parameters. *Quaternary Science Reviews*, 27: 1136–1151.

Sesé, C. (2005). Aportación de los micromamíferos al conocimiento paleoambiental del Pleistoceno Superior en la Región Cantábrica: Nuevos datos y síntesis. Museo de Altamira, Monografías, 20: 167-200.

Sesé, C. (2007). Micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera) de la Peña de Estebanvela (Segovia). En: Cacho Quesada, C., Ripoll López, S. y Muñoz Ibáñez, F. J. (coord.), La Peña de Estebanvela (Estebanvela-Ayllón, Segovia). Grupos Magdalenienses en el Sur del Duero. *Arqueología en Castilla y León*, 17: 145-166.

Sesé, C. (2013). Nuevos datos sobre los micromamíferos del yacimiento de La Peña de Estebanvela (Segovia). En: Cacho, C. (coord.), Ocupaciones magdalenienses en el interior de la Península Ibérica. La Peña de Estebanvela (Ayllón, Segovia). Junta de Castilla y León – CSIC, 157-182.

Sevilla, P., Laplana, C., Blain, H.-A., Colino, F., Rodríguez, R. y Vega Toscano, G. (2009). Microvertebrados del nuevo yacimiento del Pleistoceno superior tardío del Abrigo del Monte (El Vellón, Madrid). En: Palmqvist, P. y Pérez-Claros, J. A. (coords.), Comunicaciones de las XXV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Universidad de Málaga, 263-267.

Shenbrot, I. y Krasnov, B. 2005. An Atlas of the Geographic Distribution of the Arvicoline Rodents of the World (Rodentia, Muridae: Arvicolinae). Pensoft Publ., Sofia.

Toni, I. y Molero, G. (1990). Los roedores (Rodentia, Mammalia) del yacimiento cuaternario de Pinilla del Valle (Madrid). *Actas de Paleontología*, 359-373.

Valde-Nowak, P. y Nadachowski, A. (2014). Micoquian assemblage and environmental conditions for the Neanderthals in Oblazowa Cave, Western Carpathians, Poland. *Quaternary International*, 326–327: 146–156.

10. DISCUSIÓN GLOBAL

10. DISCUSIÓN GLOBAL

10.1. Distribución geográfica y cronológica de los micromamíferos con preferencias por climas fríos en la península ibérica

10.1.1. Introducción

En el capítulo anterior hemos abordado la biogeografía del topillo nórdico, *M. oeconomus*, como ejemplo del comportamiento de las especies con este tipo de preferencias climáticas a lo largo del Pleistoceno Superior. Esta especie fue seleccionada por estar presente en los yacimientos de Pinilla del Valle (*M. oeconomus malei* en la Cueva del Camino, y *M. oeconomus* ssp. en la Cueva de la Buena Pinta) y porque cuenta con la mayor densidad de registros de todas ellas. El resultado del análisis biogeográfico demostró que esta especie hizo su aparición en la península muy probablemente a finales del Pleistoceno Medio, en el MIS6, y que permaneció en la península durante todo el Pleistoceno Superior y gran parte del Holoceno, hasta su extinción al final de este período (en tiempos históricos). El análisis también permitió comprobar que la especie utilizó dos vías de acceso en su dispersión hacia la península, a ambos lados de los Pirineos, y que en los momentos de máxima extensión de su área de distribución ocupó los Pirineos orientales, toda la región cantábrica, y hacia el sur llegó hasta los sistemas montañosos del Sistema Central. La única cita más al sur (Las Yedras en Granada; Ruiz Bustos, 1978) es, como se indica en Laplana *et al.* (2016), en nuestra opinión un error de identificación. Por último, a través de dicho análisis se pudo poner de manifiesto la retracción del área de distribución de la especie en la península con la llegada del Holoceno, que quedó relegada a la región cantábrica oriental.

En el siguiente apartado, vamos a comparar estas pautas de variación en la distribución de *M. oeconomus* en la península con los datos de otras especies de micromamíferos con preferencias por climas fríos, para establecer los patrones cronológicos y geográficos de la presencia de estas especies en la península.

10.1.2. Registro de micromamíferos de clima frío en la península ibérica

Como se ha señalado en el capítulo 9 de esta Tesis, los micromamíferos con preferencias por clima frío se encuentran en la península ibérica a lo largo del Pleistoceno Superior. Es el caso de *Microtus gregalis*, cuyo registro se inicia a mediados del Pleistoceno Superior (Cueva de la Buena Pinta, inicios del MIS3; Laplana *et al.*, 2016) y es más abundante al final de este período, en el MIS2 (Tabla 10.1). Los hallazgos de esta especie se concentran en la región cantábrica (5), aunque también se constata su presencia en los Pirineos orientales (1) y en el centro de la península (1). La cita de Canal Negre 7 corresponde en nuestra opinión, a juzgar por la fotografía incluida en la publicación (Guillén Castejón, 2015) a un ejemplar juvenil de *M. brecciensis*, especie presente en el yacimiento (compárese con la Fig. 2f del anexo I de esta Tesis). En el caso de Laminak II y Las Caldas, los autores que estudiaron estos materiales plantean la posibilidad de que los ejemplares con morfologías características de esta especie puedan corresponder a variantes extremas de la especie *M. arvalis*, muy abundante en ambos yacimientos (Pemán, 1994; Laplana *et al.*, en prensa).

Yacimiento	Nivel	Cronología	Referencia
Erralla	V	Magdaleniense inf.	Pemán (1985)
Laminak II	IIb	Final Pleistoceno Sup.	Pemán (1994)
El Mirón	113	Magdaleniense inf.	Cuenca-Bescós <i>et al.</i> (2008)
Sopeña	-	Paleolítico med.-sup.	Pinto-Llona <i>et al.</i> (2012)
L'Arbreda	D	Gravetiense	López-García <i>et al.</i> (2015)
Canal Negre 7	-	Final Pleistoceno Med.	Guillén Castejón (2015)
Cueva de la Buena Pinta	3	Inicio del MIS3	Laplana <i>et al.</i> (2016)
Las Caldas	III y XI	Magdaleniense med. y sup.	Laplana <i>et al.</i> (en prensa)

Tabla 10.1. Registros de *M. gregalis* en la península ibérica.

En el caso del género *Spermophilus*, su registro es muy escaso y se limita a tres yacimientos ibéricos del Pleistoceno Superior (Tabla 10.2). En la Cueva B de Olopte se ha identificado *Citellus major* o *C. superciliosus* (de Villalta, 1972); en la Cova 120, *Citellus* sp. (Agustí *et al.*, 1991); en la Cova de l'Arbreda, *Citellus* cf. *superciliosus* (Alcalde i Gurt, 1987) o *S. cf. citellus* (López-García *et al.*, 2015) (Nota: el nombre genérico *Citellus* pasó a ser un nombre no disponible de acuerdo con la opinión 417 de

la ICZN, 1958, en su lugar debe utilizarse *Spermophilus*). En este caso, los tres yacimientos se encuentran en los Pirineos orientales, y abarcan un intervalo temporal que abarca aproximadamente la segunda mitad del Pleistoceno Superior.

Yacimiento	Nivel	Cronología	Referencia
Cueva B de Olopte	7	Würm II o III	De Villalta (1972)
Cueva 120	V	>57,9+6,8-6,5 ka	Agustí <i>et al.</i> (1991)
Cova de l'Arbreda	B y C	Solutrense med. y sup.	Alcalde i Gurt (1987); López-García <i>et al.</i> (2015)

Tabla 10.2. Registros de *Spermophilus* en la península ibérica.

Para *Lepus timidus* (Tabla 10.3), todas sus citas confirmadas proceden de la región cantábrica y se concentran en un intervalo de tiempo muy breve, al final del Pleistoceno Superior (Magdalenense-Aziliense). Existen otras citas de esta especie en la península, sin descripciones ni medidas que las apoyen, y deben considerarse dudosas o erróneas (López Martínez, 1980; Laplana *et al.*, en prensa). Por ello, los registros de esta especie solo sirven en la actualidad para confirmar su presencia en la región cantábrica a finales del Pleistoceno Superior, aunque es probable que la revisión de los registros ibéricos del género *Lepus* durante el Pleistoceno Superior pueda llevar a confirmar su presencia en otros ámbitos geográficos y en otras cronologías más antiguas.

Yacimiento	Nivel	Cronología	Referencia
Urtiaga	D	Magdalenense sup.	Altuna (1972)
Rascaño	I	Aziliense	Altuna (1981)
Ekain	VIb	Magdalenense sup.	Altuna y Mariezkurrena (1984)
Erralla	I-III	Magdalenense sup.	Altuna y Mariezkurrena (1985)
Sima del hayal de Curtiveranos	I	Indeterminada	Ruiz Selfa (1992)
Las Caldas	III-V-VI	Magdalenense med. y sup.	Laplana <i>et al.</i> (en prensa); Altuna y Mariezkurrena (en prensa)

Tabla 10.3. Registros de *L. timidus* en la península ibérica.

Otras especies, como *Lagurus lagurus*, *Sicista betulina*, *Cricetus major* y *Ochotona cf. pusilla*, cuentan solo con un único registro cada una, procedentes de la Cueva de Zatoya

(García Valdés, 1989; Neolítico), Lezetxiki II (Rofes *et al.*, 2012; MIS5 temprano), Canal Negre 7 (Guillén Castejón, 2015; final del Pleistoceno Medio?, aunque se trata de un yacimiento con posibles evidencias de mezcla de fauna de edades distintas de amplia magnitud, con *Mimomys medasensis*) y la Cueva de la Buena Pinta (Laplana *et al.*, 2015; inicios del MIS3) respectivamente. El único registro de lemming de collar procedente de la península, el de la Cueva de la Carihuela (Granada), donde se describió la nueva especie *Dicrostonyx andaluciensis* (Ruiz Bustos y García Sánchez, 1977), corresponde a una identificación errónea, como señala Ruiz Bustos (2000).

El topillo de las nieves, *Chionomys nivalis*, no es estrictamente una especie con preferencias por climas fríos, ya que hoy en día sobrevive en la península ibérica y en otras regiones del sur de Europa, aunque ligada a los sistemas montañosos de estas regiones. Como se indica en Laplana *et al.* (2016), esta especie vive en los ambientes rupícolas (canchales) de origen periglacial, en donde encuentra las condiciones de estabilidad térmica de las que depende (Krystufek y Kovacic, 1989; Luque-Larena *et al.*, 2002). Esta especie puede considerarse indicadora de climas fríos cuando se registra a cotas más bajas que en las que vive en la actualidad, ya que entonces señala que los procesos periglaciares estuvieron operando a esas altitudes menores. Sin embargo, esta especie comparte con las especies de micromamíferos con preferencias por climas fríos el hecho de haber estado ausente de la península durante todo el Pleistoceno Medio y hacer presencia en este territorio al comienzo del Pleistoceno Superior, donde ha permanecido hasta la actualidad. En la península ibérica, *C. nivalis* se encuentra por primera vez en el nivel IV de Arlanpe (secuencia sedimentaria SQ3 del yacimiento, García-Ibaibarriaga *et al.*, 2013), al que Rios-Garaizar *et al.* (2015) atribuyen una edad MIS5, probablemente dentro del MIS5e. También se encuentra en el nivel 21 de la Cueva del Castillo (Sánchez, 1983) datado en $69,3 \pm 9,1$ ka (Rink *et al.*, 1997), el sector sur de la Cueva del Camino (Laplana *et al.*, 2013), que cuenta con una datación por termoluminiscencia de $74,5 \pm 6,3$ ka (Arsuaga *et al.*, 2012) y en los niveles X y XI de la Cueva de la Carihuela (Ruiz Bustos, 2000), datados entre 70 y 80 ka (Fernández *et al.*, 2007). La presencia de esta especie en el centro y sur de la península a finales del MIS5 indica que probablemente su entrada se produjo en un momento previo, bien durante el inicio del MIS5 como parece confirmar el registro antes citado de Arlanpe, o incluso antes. Por otro lado, la existencia de registros de la especie de la primera mitad del Pleistoceno Superior tanto en la región cantábrica oriental (Arlanpe; García-Ibaibarriaga

et al., 2013) como en el noreste peninsular (Cova 120, Agustí *et al.*, 1991; Cova de Teixoneres; López-García *et al.*, 2012) sugieren que la entrada de *C. nivalis* hacia la península se produjo por dos vías a ambos lados de los Pirineos.

Marmota marmota tampoco parece ser una especie con preferencias por climas fríos, aunque en la actualidad esté vinculada a zonas elevadas de sistemas montañosos (Le Berre y Ramousse, 1994). Cuenca-Bescós *et al.* (2016) señalan que para el Pleistoceno tardío no parece haber una asociación significativa entre la presencia de marmota y especies con preferencias por climas fríos. Además, el género *Marmota* cuenta con registro en la península desde finales del Pleistoceno Inferior y a lo largo del Pleistoceno Medio (Gil, 1997; López-Antoñanzas y Cuenca-Bescós, 2002), y en ocasiones se encuentra asociada a elementos con preferencias por climas cálidos, como los puercoespines (género *Hystrix*) (Valdegoba, Díez *et al.*, 1989; A Valiña, Fernández Rodríguez, 2006; Covacha de los Zarpazos, Cuenca-Bescós *et al.*, 2006; entre otros), por lo que sus registros no serán tenidos en cuenta en este análisis.

A la luz de estos datos, se pueden establecer algunos patrones cronológicos y geográficos en relación con la presencia de estas especies de micromamíferos con preferencias por climas fríos en la península:

- Los registros más antiguos de algunas de estas especies en la península se encuentran en el MIS6 (*M. oeconomus*), o a comienzos del MIS5 (*S. betulina*, *C. nivalis*). Teniendo en cuenta que las dispersiones hacia el sur de fauna con preferencias por climas fríos suelen producirse en momentos fríos, consideramos probable que todas ellas entraran en la península coincidiendo con el episodio frío al final del MIS6.

- Otro conjunto de especies carece de registro al final del Pleistoceno Medio y al inicio del Pleistoceno Superior, y su primera presencia en la península se produce a mediados de este último intervalo temporal (*M. gregalis*, *Spermophilus*, *Ochotona*) o en el Holoceno (*Lagurus lagurus*). Se trata de especies con una densidad de registros muy baja, por lo que pudo ocurrir que o bien entraran al mismo tiempo que las del conjunto anterior, pero la densidad de registros es insuficiente para que hayan quedado testigos de esa entrada temprana, o bien entraran realmente en la península a partir de mediados

del Pleistoceno Superior, indicando la existencia de una segunda fase de dispersión de micromamíferos de clima frío hacia el interior de la península.

- Existieron dos vías de entrada, una a cada lado de los Pirineos (al este y al oeste). Algunas especies se introdujeron en la península a través de las dos vías (*M. oeconomus*, *C. nivalis*, *M. gregalis*), mientras que algunas de ellas pudieron utilizar solo una de ellas, la oriental, como las especies del género *Spermophilus*, cuyos registros solo se encuentran en el noreste peninsular.

10.1.3. Comparación con el registro de grandes mamíferos de clima frío

El registro de grandes mamíferos con preferencias por climas fríos en la península ibérica ha sido sintetizado recientemente por distintos autores (Altuna, 1996; García y Arsuaga, 2003; Álvarez-Lao y García, 2010, 2011). A partir de sus resultados, se desprende que los registros más antiguos de estas especies se encuentran durante el MIS6, con algunos yacimientos con dataciones numéricas dentro de este estadio isotópico, como el de La Parte en Asturias (Álvarez-Lao y García, 2006). Sin embargo, su presencia en la península se hace más frecuente en el último tercio del Pleistoceno Superior. Este patrón es aproximadamente concordante con el de los micromamíferos con preferencias por climas fríos.

En relación con las vías de entrada, los grandes mamíferos utilizaron los dos pasillos a ambos lados de los Pirineos (Crusafont, 1961; Álvarez-Lao y García, 2011), como en el caso de los micromamíferos.

Respecto a la distribución geográfica de estas especies, los grandes mamíferos con preferencias por climas fríos llegaron a ocupar durante el Pleistoceno Superior la mayor parte de la península, llegando hasta Granada hacia el sur y hasta la costa atlántica portuguesa hacia el oeste (Álvarez-Lao y García, 2011). En este caso, parece que existen diferencias con respecto al comportamiento de los micromamíferos que, como se ha indicado más arriba, no se extendieron más allá del centro peninsular en los momentos de su máxima expansión. Sin embargo, los micromamíferos con preferencias por climas fríos permanecieron durante más tiempo en el interior de la península, ya que mientras que durante el MIS2 *M. oeconomus* se registra en el centro peninsular (Abrigo

de la Peña de Estebanvela; Sesé, 2007, 2013; Abrigo del Monte; Sevilla *et al.*, 2009), ya no existen citas de grandes mamíferos de clima frío en esta región en este intervalo temporal, estando todas ellas restringidas al tercio norte peninsular (Álvarez-Lao y García, 2011).

10.2. Comportamiento biogeográfico de los Pirineos durante el final del Pleistoceno Medio y el Pleistoceno Superior

La península ibérica está conectada con el resto de Europa mediante una cadena montañosa, los Pirineos, que ha jugado un papel clave en la dinámica de las faunas presentes en la península durante el Pleistoceno. En este apartado, vamos a analizar cuál ha sido su comportamiento durante la última parte del Pleistoceno a partir de dos líneas de evidencia, que son las que se han analizado en esta Tesis. De una parte, la biogeografía del subgénero *Iberomys*, como representante de las especies de micromamíferos con preferencias por climas cálidos, y de otra, la biogeografía de *M. oeconomus*, como representante de las especies de micromamíferos con preferencias por climas fríos, apoyada por el registro menos rico del resto de especies de este grupo.

10.2.1. Papel de los Pirineos en la evolución del subgénero *Iberomys* durante el final del Pleistoceno Medio y el Pleistoceno Superior

Como se ha puesto de manifiesto en el capítulo 8 de esta Tesis, los Pirineos han jugado un papel fundamental en la evolución de este linaje durante este intervalo temporal. Durante el último tercio del Pleistoceno Medio, se aprecia que las poblaciones de *Iberomys* al norte y al sur de los Pirineos presentan tendencias diferentes con respecto a la variación de la talla de los molares. Para que se produjera esta situación, la cadena montañosa tuvo que actuar como una barrera biogeográfica que favoreció el aislamiento o redujo considerablemente el contacto entre las poblaciones de *M. brecciensis* de ambos lados de los Pirineos. Esta situación condujo a que a finales del Pleistoceno Medio en la península ibérica siguiera estando presente *M. brecciensis* con una talla similar a etapas más antiguas del Pleistoceno Medio, mientras que en el sur de Francia encontramos una forma de tamaño netamente mayor, ya dentro de los valores propios de la especie actual *M. cabreræ*.

En el tránsito Pleistoceno Medio-Superior, se reconoce un salto biométrico en la talla de los molares de los *Iberomys* de la península ibérica, que marca el relevo de la especie *M. brecciensis* por *M. cabreræ* en un corto intervalo de tiempo. Teniendo en cuenta la situación descrita anteriormente, según la cual al final del Pleistoceno Medio existían en la península poblaciones de talla pequeña de la especie *M. brecciensis*, mientras que en el sur de Francia existían ya poblaciones de talla grande de la especie *M. cabreræ*, este salto se interpreta como resultado de la entrada en la península de poblaciones procedentes del sur de Francia. Por consiguiente, en el tránsito Pleistoceno Medio-Superior, probablemente al final del MIS6, el papel de los Pirineos cambió, y se convirtió en una cadena montañosa permeable al paso de las especies de norte a sur. El registro fósil disponible carece todavía del detalle y de las dataciones como para precisar cómo fue el proceso de sustitución de una especie por otra (extinción total de *M. brecciensis* por competencia con *M. cabreræ*, hibridación entre ambas especies,...).

Durante gran parte del Pleistoceno Superior *M. cabreræ* estuvo presente al norte y al sur de los Pirineos. Al final de este período, durante la mayor parte del MIS2, *M. cabreræ* está ausente de los yacimientos del sur de Francia. Solo al final de este período, vuelve a hacer su aparición en el Abri Soubeyras, en un contexto Magdaleniense-Aziliense (Brochier, 1977). Estos datos han sido interpretados (Laplana y Sevilla, 2013) como que probablemente *M. cabreræ* desapareció del sur de Francia durante el Último Máximo Glacial, y esta región fue recolonizada con poblaciones procedentes de la península ibérica al final del MIS2, coincidiendo con alguno de los episodios de mejoramiento climático al final de este intervalo. Por tanto, los Pirineos se comportaron en esta ocasión como una barrera permeable que permitió el paso de *M. cabreræ* desde el sur hacia el norte. Una alternativa a esta interpretación es que en el sur de Francia existieran refugios crípticos para esta especie (que todavía no han sido identificados) durante el Último Máximo Glacial, y que fuera desde estos refugios desde donde se produjera la recolonización del resto del sur de Francia (Laplana y Sevilla, 2013).

10.2.2. Papel de los Pirineos en la historia biogeográfica de *M. oeconomus* y otras especies con preferencias por climas fríos durante el final del Pleistoceno Medio y el Pleistoceno Superior

En el sur de Francia, *M. oeconomus* cuenta con registro desde mediados del Pleistoceno Medio (Caune de l'Arago, MIS14 a MIS12; Desclaux, 1992; Paunescu, 1997, 2005; Hanquet y Desclaux, 2011), y las citas se continúan en esta región hasta el tránsito Pleistoceno Medio-Superior (Orgnac 3, MIS9-8, Jeannet, 1981; El Hazzazi, 1998; La Fage, MIS8, Chaline, 1972a; Coudoulous I, MIS7-6, Jaubert *et al.*, 2005; Pradayrol, MIS6, Marquet y Séronie-Vivien, 2016; Gerde, MIS6, Chaline, 1987), y a lo largo de todo el Pleistoceno Superior (Chaline, 1972b; Brochier, 1977; Marquet, 1993; Royer, 2013). En la península ibérica, esta especie no hace su aparición hasta el MIS6 (ver capítulo anterior). Por consiguiente, los Pirineos se comportaron como una barrera para la dispersión de la especie durante la segunda mitad del Pleistoceno Medio.

Una situación similar ocurre con *C. nivalis*. Esta especie estaba presente al norte de los Pirineos desde mediados del Pleistoceno Medio y su registro se prolonga en esta región hasta el final de este período. Ha sido citada en la Caune de l'Arago (Desclaux, 1992; Paunescu, 1997, 2005; Hanquet y Desclaux, 2011), Orgnac 3 (Jeannet, 1981; El Hazzazi, 1998), Gerde (Chaline, 1987), Pradayrol (Marquet y Séronie-Vivien, 2016), y a lo largo de todo el Pleistoceno Superior (Chaline, 1972b; Brochier, 1977; Marquet, 1993; Royer, 2013). En la península ibérica, esta especie se registra por primera vez al comienzo del MIS5 (ver apartado 10.1.2). De nuevo, los Pirineos se comportaron como una barrera para la dispersión de la especie durante la segunda mitad del Pleistoceno Medio.

Otras especies de micromamíferos con preferencias por climas fríos que se registran en la península ibérica únicamente durante el Pleistoceno Superior, como *Microtus gregalis*, *Sicista betulina*, *Ochotona pusilla*, *Lepus timidus* o las especies del género *Spermophilus* cuentan también con registro en el sur de Francia desde momentos mucho más antiguos. Todas ellas están presentes, por ejemplo, en la Caune de l'Arago (MIS14 a MIS12; Desclaux, 1992; Hanquet y Desclaux, 2011). En estos casos, su registro en la península es más exiguo, insuficiente para precisar cuál fue el momento de su entrada en la península. En ningún caso éste se produjo antes del tránsito Pleistoceno Medio-Superior.

En conclusión, a partir de los datos procedentes de las especies con mayor densidad de registros, se desprende que durante aproximadamente la segunda mitad del Pleistoceno

Medio, los Pirineos actuaron como una barrera para su dispersión, ya que alcanzaron el sur de Francia, pero no hay evidencias de que llegaran a penetrar en la península ibérica. El papel de los Pirineos cambió al final del Pleistoceno Medio, probablemente durante el MIS6, cuando se registran en la península las primeras evidencias de micromamíferos con preferencias por climas fríos. La cordillera se hizo permeable al paso de estas especies desde el norte (sur de Francia) al sur (península ibérica). Las condiciones que pudieron favorecer esta dispersión se detallan en Laplana *et al.* (2015) y básicamente son las siguientes:

- la bajada del nivel del mar coincidiendo con el momento de máximo enfriamiento al final del MIS6, que fue aproximadamente del mismo orden que durante el último Máximo Glacial (Rabineau *et al.*, 2006). En el Mediterráneo, este descenso fue de unos 100 m por debajo del nivel actual de acuerdo con los datos de Rohling *et al.* (2014). Este hecho produjo la exposición de grandes extensiones de la plataforma continental a ambos lados de los Pirineos (este y oeste), que pudieron ser utilizados como corredores migratorios por estas especies.

- la reducción de las masas forestales en torno a la cordillera coincidiendo igualmente con el momento de máximo enfriamiento al final del MIS6. Las secuencias polínicas del Macizo Central francés (de Beaulieu *et al.*, 2006) y del Pirineo catalán (Pla de l'Estany; Burjachs, 1994) reflejan un predominio de vegetación de tipo estepario en el sur de Francia y en el norte de la península ibérica.

10.2.3. ¿Por qué los Pirineos se hicieron permeables a la dispersión hacia el sur de especies de micromamíferos (y de macromamíferos) al final del Pleistoceno Medio (MIS6) y no antes durante la segunda mitad del Pleistoceno Medio?

Ha quedado demostrado que durante gran parte de la segunda mitad del Pleistoceno Medio los Pirineos se comportaron como una barrera biogeográfica para el paso a la península de muchas especies procedentes del norte, y que esta situación cambió en el MIS6, momento en que algunas de estas especies penetraron en la península por primera vez. Se ha justificado este hecho por las condiciones climáticas de frío intenso que existieron, sobre todo al final del MIS6, que determinaron la bajada del nivel del mar y la exposición de extensas áreas de la plataforma marina a ambos lados de los Pirineos,

que pudieron ser utilizadas como corredores para el paso de la fauna evitando la barrera geográfica que supone la cordillera, y por la simultánea reducción de las masas forestales, que eliminó la barrera ecológica que pueden suponer los bosques para la dispersión de algunas especies.

A escala global, climas fríos como el que existió al final del MIS6 se encuentran en momentos previos dentro de la segunda mitad del Pleistoceno Medio, como lo demuestran los registros tanto de los sondeos sobre el hielo Antártico (Jouzel *et al.*, 2007), como de los sondeos marinos profundos (Martrat *et al.*, 2004; Rodrigues *et al.*, 2011; Shakun *et al.*, 2015), y debieron tener respuestas similares en lo que respecta a la bajada del nivel del mar y a la reducción de las masas forestales. Estudios sobre la intensidad de los distintos episodios glaciales a lo largo del Pleistoceno Medio y Superior a partir del registro del hielo antártico muestran que los episodios más intensos corresponden al MIS2, MIS12 y MIS16 (Masson-Delmotte *et al.*, 2010). Dentro del Pleistoceno Medio, a partir del MIS12 (que finaliza hace aproximadamente 430 ka), la mayor bajada del nivel del mar (un buen estimador de la intensidad de los episodios glaciales, como indican Masson-Delmotte *et al.*, 2010) se produjo durante el MIS6 y fue comparable a la del Último Máximo Glacial (Masson-Delmotte *et al.*, 2010; Grant *et al.*, 2014; Rohling *et al.*, 2014; Shakun *et al.*, 2015; Colleoni *et al.*, 2016). Paradójicamente, estos estudios indican que el MIS6 fue uno de los estadios glaciales menos fríos (el segundo tras el MIS14 de acuerdo con Masson-Delmotte *et al.*, 2010).

Sin embargo, a escala continental, el MIS6 destaca porque en este estadio se produjo la glaciación más extensa en Eurasia durante los últimos 400 ka (Gibbard y Cohen, 2015; Colleoni *et al.*, 2016), de manera que la plataforma de hielo sobre el continente se extendió mucho hacia el sur que durante el Último Máximo Glacial, hasta los 50° de latitud (Svendsen *et al.*, 2004). También en los Alpes y en los Pirineos los glaciares alcanzaron más extensión en este período que durante el Último Máximo Glacial (Dehnert *et al.*, 2010; Preusser *et al.*, 2011; García-Ruiz *et al.*, 2013). Este hecho, y el desarrollo del *permafrost* bordeando la plataforma de hielo, pudo limitar significativamente el espacio en el continente habitable por los mamíferos terrestres, en especial por aquellos de hábitos excavadores, como muchos de los roedores y lagomorfos, y pudo forzarles a buscar nuevos territorios más hacia el sur.

Otra alternativa es que la sucesión de etapas glaciares en el continente europeo durante el Pleistoceno Medio pudo tener un efecto acumulativo sobre los ecosistemas, de manera que aunque las masas forestales se recuperaron en los periodos interglaciares subsiguientes, esta recuperación no las devolvió a su posición de partida, sino que progresivamente se fueron reduciendo hasta que dejaron de convertirse en una barrera ecológica al final del Pleistoceno Medio. Estas son hipótesis de trabajo que podrán ser exploradas en trabajos posteriores.

10.3. Conclusiones

Los datos biogeográficos aportados tanto por especies de micromamíferos con preferencias por climas cálidos (*Iberomys*) como fríos (*M. oeconomus*) coinciden en confirmar que:

- Los micromamíferos con preferencias por climas fríos carecen de registro durante la mayor parte de la segunda mitad del Pleistoceno Medio en la península ibérica. Solo al final de este periodo, en el MIS6, se reconoce la presencia de *M. oeconomus* en el norte de la península. Sin embargo, estas especies sí cuentan con registro en el sur de Francia desde comienzos del Pleistoceno Medio.
- Los Pirineos actuaron como una barrera para la dispersión de las especies de micromamíferos durante gran parte de la segunda mitad del Pleistoceno Medio. Este hecho impidió la entrada en la península de especies procedentes del norte y este del continente eurasiático a la península durante este intervalo temporal, que sin embargo sí alcanzaron el sur de Francia, y propició el desarrollo de procesos de especiación por aislamiento geográfico en linajes con distribución al norte y sur de los Pirineos.
- Al final del Pleistoceno Medio, en el MIS6, se produce un cambio en el comportamiento biogeográfico de los Pirineos, que pasan a ser permeables a la dispersión de los micromamíferos, al menos de norte a sur. Este cambio provoca la entrada a la península de las especies con preferencias por climas fríos y del representante septentrional (*M. cabrae*) del linaje con distribución transpirenaica (*Iberomys*).

- Durante gran parte del Pleistoceno Superior es difícil precisar el comportamiento de los Pirineos a través del análisis realizado (presencia/ausencia de ciertas especies a uno u otro lado de los Pirineos), ya que las especies consideradas cuentan con registro a ambos lados de la cordillera. Solo al final del Pleistoceno Superior, se identifica una posible etapa de permeabilidad de sur a norte, con la reintroducción de *M. cabreræ* en el sur de Francia procedente de la península ibérica, si la recolonización de este territorio no fue realizada a partir de refugios crípticos presentes en el mismo y que todavía no han sido detectados.

- El cambio de comportamiento de los Pirineos en el MIS6, cuando la cordillera se hace permeable al paso hacia la península de especies de micromamíferos que ya se encontraban en el sur de Francia desde mediados del Pleistoceno Medio, se debe al clima frío que caracteriza este estadio isotópico, sobre todo su parte final, que determinó la bajada del nivel del mar, la emersión de corredores a ambos lados de los Pirineos y la reducción de las masas forestales. Estos efectos pudieron verse incrementados por la mayor extensión de la plataforma de hielo sobre el continente eurasiático durante el MIS6 con respecto a otras etapas frías de la segunda mitad del Pleistoceno Medio, o por el efecto acumulativo de deterioro de los ecosistemas producido por la sucesión de etapas frías.

10.4. Referencias

Agustí, B., Alcalde, G., Güell, A., Juan-Muns, N., Rueda, J. M. y Terradas, X. (1991). La Cova 120, parada de caçadors-recollectors del paleolític mitjà. *Cypsela*, 9: 7-20.

Alcalde i Gurt, G. (1987). Els rosegadors del paleolític superior de la Cova de l'Arbreda (Serinyà, Catalunya). Significació paleoecològica y paleoclimàtica. *Cypsela*, 6: 89-96.

Altuna (1972). Fauna de mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipúzcoa. *Munibe*, 24: 1-464.

Altuna, J. (1981). Restos óseos del yacimiento prehistórico del Rascaño. En: González Echegaray, J. y Barandiarán Maestu, I. (eds.), *El Paleolítico superior de la Cueva del*

Rascaño (Santander). Centro de Investigación y Museo de Altamira, monografías, 3: 223-269.

Altuna, J. (1996). Faunas de clima frío en la península ibérica durante el Pleistoceno Superior. En: Ramil-Rego, P., Fernández-Rodríguez, C. y Rodríguez Gutiérrez, M. (coords.), Biogeografía Pleistocena-Holocena de la Península Ibérica. Xunta de Galicia, 13-42.

Altuna, J. y Mariezkurrena, K. (1984). Bases de subsistencia, de origen animal, de los pobladores de Ekain. En: Altuna, J. y Merino, J. M. (eds.), El yacimiento prehistórico de la Cueva de Ekain (Deba, Guipúzcoa). Eusko Ikaskuntza, 211-280.

Altuna, J. y Mariezkurrena, K. (1985). Bases de subsistencia de los pobladores de Erralla: Macromamíferos. *Munibe (Antropología y Arqueología)*, 37: 87-117.

Altuna, J. y Mariezkurrena, K. (en prensa). Bases de subsistencia de origen animal durante el Magdaleniense en la cueva de Las Caldas (Priorio, Oviedo). En: Corchón, M. S. (ed.), Monografía de La Cueva de las Caldas.

Álvarez-Lao, D. y García, N. (2010). Chronological distribution of Pleistocene cold-adapted large mammal faunas in the Iberian Peninsula. *Quaternary International*, 212: 120-128.

Álvarez-Lao, D. y García, N. (2011). Geographical distribution of Pleistocene cold-adapted large mammal faunas in the Iberian Peninsula. *Quaternary International*, 233: 159-170.

Arsuaga, J. L., Baquedano, E., Pérez-González, A., Sala, N., Quam, R. M., Rodríguez, L., García, R., García, N., Álvarez-Lao, D., Laplana, C., Huguet, R., Sevilla, P., Maldonado, E., Blain, H.-A., Ruiz-Zapata, M. B., Sala, P., Gil-García, M. J., Uzquiano, P., Pantoja, A. y Márquez, B. (2012). Understanding the ancient habitats of the last-interglacial (late MIS 5) Neanderthals of central Iberia: Palaeoenvironmental and taphonomic evidence from the Cueva del Camino (Spain) site. *Quaternary International*, 275: 55-75.

Brochier, J. E. (1977). Évolution des climats et des paysages vauclusiens au cours du Würmien récent et du Postglaciaire. Paléocologie de l'homme fossile 1, Éditions du CNRS, 1-180.

Burjachs, F. (1994). Palynology of the Upper Pleistocene and Holocene of the north-east Iberian Peninsula: Pla de l'Estany (Catalonia). Historical Biology, 9: 17-33.

Chaline, J. (1972a). Les rongeurs de l'Aven I des Abimes de La Fage à Noailles (Corrèze). Nouvelles Archives du Muséum d'histoire naturelle de Lyon, 10: 61-78.

Chaline, J. (1972b). Les rongeurs du Pléistocène Moyen et Supérieur de France. Cahiers de Paléontologie, 1-410.

Chaline, J. (1987). Les rongeurs de Gerde (H.P.) leurs significations écologiques, climatiques et chronologique. Bulletin de la Société Ramond, 39-49.

Colleoni, F., Wekerle, C., Näslund, J.-O., Brandefelt, J., Masina, S. (2016). Constraint on the penultimate glacial maximum Northern Hemisphere ice topography (≈ 140 kys BP). Quaternary Science Reviews, 137: 97-112.

Crusafont Pairó, M. (1961). El cuaternario español y su fauna de mamíferos: ensayo de síntesis. Revista de la Facultad de Ciencias, II (2): 181-199.

Cuenca-Bescós, G., Galindo Pellicena, M. A., Díez, J. C. y López-García, J. M. (2006). Los microvertebrados del Pleistoceno Medio de Covacha de los Zarpazos (TZ, Atapuerca, Burgos). En: Fernández-Martínez, E. (ed.), Libro de Resúmenes, XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Universidad de León, 21-23.

Cuenca-Bescós, G., Straus, L. G., González Morales, M. R. y García Pimienta, J. C. (2008). Paleoclima y paisaje del final del Cuaternario en Cantabria: los pequeños mamíferos de la Cueva del Mirón (Ramales de la Victoria). Revista Española de Paleontología, 23 (1): 91-126.

Cuenca-Bescós, G., Galán, J., Núñez-Lahuerta, C. y Moya-Costa, R. (2016). Las marmotas (Mammalia) del Pleistoceno de Europa. En: Meléndez, G. Núñez, A. y Tomás, M. (eds.), Actas de las XXXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Cuadernos del Museo Geominero, 20: 327-332.

De Beaulieu, J.-L., Andrieu-Ponel, V., Cheddadi, R., Guiter, F., Ravazzi, C., Reille, M. y Rossi, S. (2006). Apport des longues séquences lacustres à la connaissance des variations des climats et des paysages pléistocènes. Comptes Rendus Palevol, 5 : 65-72.

De Villalta, J. F. (1972). Presencia de la *Marmota* y otros elementos de la fauna esteparia en el Pleistoceno catalán. Acta Geológica Hispánica, 7 (6): 170-173.

Desclaux, E. (1992). Les petits vertébrés de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales). Paléontologie, paléoécologie, taphonomie. Thèse présentée pour l'obtention du Doctorat du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Dehnert, A., Preusser, F., Kramers, J., Akcar, N., Kubik, P., Reber, R., Schluechter, C. (2010). A multi-dating approach applied to proglacial sediments attributed to the most extensive glaciation of the Swiss Alps. Boreas, 39: 620-632.

Díez, C., García, M. A., Gil, E., Jordá Pardo, J. F., Ortega, A. I., Sánchez, A. y Sánchez, B. (1989). La cueva de Valdegoba (Burgos). Primera campaña de excavaciones. Zephyrus, 61-62: 55-74.

El Hazzazi, N. (1998). Paléoenvironnement et chronologie des sites du Pléistocène Moyen et Supérieur Orgnac 3, Payre et Abri des Pêcheurs (Ardèche, France) d'après l'étude des rongeurs. Thèse du Doctorat, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Fernández Rodríguez, C. (2006). De humanos y carnívoros: la fauna de macromamíferos de la cueva de A Valiña (Castroverde, Lugo). En: Maillo, J. M. y Baquedano, E. (eds.), Miscelánea en homenaje a Victoria Cabrera. Zona Arqueológica, 7 (1): 290-303.

Fernández, S., Fuentes, N., Carrión, J. S., González-Sampériz, P., Montoya, E., Fil, G., Vega-Toscano, G. y Riquelme, J. A. (2007). The Holocene and Upper Pleistocene pollen sequence of Carihuela Cave, southern Spain. *Geobios*, 40: 75-90.

García, N. y Arsuaga, J. L. (2003). Last Glaciation cold-adapted faunas in the Iberian Peninsula. *Deinsea*, 9: 159-169.

García-Ibaibarriaga, N., Murelaga Bereikua, X., Bailon, S., Rofes Chávez, J. y Ordiales Castrilo, A. (2013). Estudio de los microvertebrados de la Cueva de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia). *Kobie, serie Excavaciones Arqueológicas en Bizkaia*, 3: 81-110.

García Valdés, G. (1989). Micromamíferos (Rodentia, Insectivora y Chiroptera) de la cueva de Zatoya. Pleistoceno Superior. En: Barandiarán, I. y Cava, A. (eds.), *El yacimiento prehistórico de Zatoya (Navarra). Evolución ambiental y cultural a fines del Tardiglacial y en la primera mitad del Holoceno*, 267-274.

Gibbard, P. L. y Cohen, K. M. (2015). Quaternary evolution of the North Sea and the English Channel. *Proceedings of the Open University Geological Society*, 1: 63-74.

Gil, E. (1997). Presencia de *Marmota marmota* en los rellenos kársticos de Atapuerca (Burgos, España). *Geogaceta*, 22: 71-72.

Grant, K. M., Rohling, E. J., Bronk Ramsey, C., Cheng, H., Edwards, R. L., Florindo, F., Heslop, D., Marra, F., Roberts, A. P., Tamisiea, M. E. y Williams, F. (2014). Sea-level variability over five glacial cycles. *Nature Communications*, 5: 5076.

Guillén Castejón, J. (2015). Canal Negre 7: fauna i flora rissianes de final del Pleistocè Mitjà en el Massís del Garraf (Catalunya). *Exploracions*, 21: 11-55.

Hanquet, C. y Desclaux, E. (2011). Analyse paléoécologique des communautés de micromammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel, France) dans le contexte des migrations de faunes en Europe méridionale au cours du Pléistocène moyen. *Quaternaire*, 22 (1): 35-45.

Jaubert, J., Kervazo, B., Bahain, J.-J., Brugal, J.-Ph., Chalard, P., Falguères, Ch., Jarry, M., Jeannet, M., Lemorini, C., Louchart, A., Maksud, F., Mourre, V., Quinif, Y. y Thiebaut, C. (2005). Coudoulous I (Tour-de-Faure, Lot), site du Pléistocène moyen en Quercy: bilan pluridisciplinaire. En: Molines, N., Moncel, M.-H. y Monnier, J.-L. (eds.), Les premiers peuplements en Europe. BAR International Series, 1364: 227-251.

Jeannet, M. (1981). Les rongeurs du gisement acheuléen d'Orgnac 3 (Ardèche). Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon, 50 (2): 49-71.

Jouzel, J., Masson-Delmotte, V., Cattani, O., Dreyfus, G., Falourd, S., Hoffmann, G., Minster, B., Nouet, J., Barnola, J. M., Chappellaz, J., Fischer, H., Gallet, J. C., Johnsen, S., Leuenberger, M., Loulergue, L., Luethi, D., Oerter, H., Parrenin, F., Raisbeck, G., Raynaud, D., Schilt, A., Schwander, J., Selmo, E., Souchez, R., Spahni, R., Stauffer, B., Steffensen, J. P., Stenni, B., Stocker, T. F., Tison, J. L., Werner, M. y Wolff, E. W. (2007). Orbital and Millennial Antarctic Climate Variability over the Past 800,000 Years. *Science*, 317: 793-796.

Krystufek, B. y Kovacic, D. (1989). Vertical distribution of the Snow vole *Microtus nivalis* (Martins, 1842) in northwestern Yugoslavia. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 54: 153–156.

Laplana, C. y Sevilla, P. (2013). Documenting the biogeographic history of *Microtus cabreræ* through its fossil record. *Mammal Review*, 43: 309-332.

Laplana, C., Blain, H.-A., Sevilla, P., Arsuaga, J. L., Baquedano, E. y Pérez-González, A. (2013). Un assemblage de petits vertébrés hautement diversifié de la fin du MIS5 dans un environnement montagnard au centre de l'Espagne (Cueva del Camino, Pinilla del Valle, Communauté Autonome de Madrid). *Quaternaire*, 24 (2): 207-216.

Laplana, C., Sevilla, P., Arsuaga, J. L., Arriaza, M. C., Baquedano, E., Pérez-González, A. y López-Martínez, N. (2015). How far into Europe Did Pikas (Lagomorpha: Ochotonidae) Go during the Pleistocene? New Evidence from Central Iberia. *PLoS One*, 10 (11): e0140513.

Laplana, C., Sevilla, P., Blain, H.-A., Arriaza, M. C., Arsuaga, J. L., Pérez-González, A. y Baquedano, E. (2016). Cold-climate rodent indicators for the Late Pleistocene of Central Iberia: New data from the Buena Pinta Cave (Pinilla del Valle, Madrid Region, Spain). *Comptes Rendus Palevol*, 15: 696-706.

Laplana, C., Sevilla, P., López-Martínez, N. y Corchón, M. S. (en prensa). Micromamíferos (Soricomorpha, Erinaceomorpha, Chiroptera, Rodentia y Lagomorpha) del Solutrense y Magdaleniense (Pleistoceno Superior final) de la Cueva de Las Caldas (Oviedo, Asturias). En: Corchón, M. S. (ed.), *Monografía de La Cueva de las Caldas*, 183-209.

Le Berre, M. y Ramousse, R. (1994). Can marmots be considered as ecological and biological indicators? *Polish Ecological Studies*, 20 (3-4): 489-495.

López Antoñanzas, R. y Cuenca-Bescós, G. (2002). The Gran Dolina site (Lower to Middle Pleistocene, Atapuerca, Burgos, Spain): new palaeoenvironmental data based on the distribution of small mammals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 186: 311-334.

López-García, J. M., Blain, H.-A., Burjachs, F., Ballesteros, A., Allué, E., Cuevas-Ruiz, G. E., Rivals, F., Blasco, R., Morales, J. I., Rodríguez Hidalgo, A., Carbonell, E., Serrat, D. y Rosell, J. (2012). A multidisciplinary approach to reconstructing the chronology and environment of southwestern European Neanderthals: the contribution of Teixoneres cave (Moià, Barcelona, Spain). *Quaternary Science Reviews*, 43: 33-44.

López-García, J. M., Soler, N., Maroto, J., Soler, J., Alcalde, G., Galobart, A., Bennàsar, M. y Burjachs, F. (2015). Palaeoenvironmental and palaeoclimatic reconstruction of the Latest Pleistocene of L'Arbreda Cave (Serinyà, Girona, northeastern Iberia) inferred from the small-mammal (insectivore and rodent) assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 435: 244-253.

López Martínez, N. (1980). Les lagomorphes (Mammalia) du Pléistocène Supérieur de Jaurens. *Nouvelles Archives du Muséum d'histoire naturelle de Lyon*, 18: 5-16.

Luque-Larena, J. J., López, P. y Gosálbez, J. (2002). Microhabitat use by the snow vole *Chionomys nivalis* in alpine environments reflects rock-dwelling preferences. *Canadian Journal of Zoology*, 80: 36-41.

Marquet, J.-C. (1993). Paléoenvironnement et chronologie des sites du domaine atlantique français d'âge Pléistocène Moyen et Supérieur d'après l'étude des rongeurs. *Les cahiers de la claise*, Suppl. 2: 1-345.

Marquet, J.-C. y Séronie-Vivien, M.-R. (2016). Les rongeurs du sondage Séronie-Vivien de la Grotte d'âge Pléistocène Moyen de Pradayrol à Caniac-du-Causse (Lot). *Quaternaire*, 27 (2): 111-131.

Martrat, B., Grimalt, J. O., López-Martínez, C., Cacho, I., Sierro, F. J., Flores, J. A., Zahn, R., Canals, M., Curtis, J. H. y Hodell, D. A. (2004). Abrupt temperature changes in the western Mediterranean over the past 250.000 years. *Science*, 306: 1762-1765.

Masson-Delmotte, V., Stenni, B., Pol, K., Braconnot, P., Cattani, O., Falourd, S., Kageyama, M., Jouzel, J., Landais, A., Minster, B., Barnola, J. M., Chappellaz, J., Krinner, G., Johnsen, S., Röthlisberger, R., Hansen, J., Mikolajewicz, U. y Otto-Bliesner, B. (2010). EPICA Dome C record of glacial and interglacial intensities. *Quaternary Science Reviews*, 29: 113-128.

Paunescu, A. C. (1997). Les rongeurs de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées occidentales): paléontologie, biostratigraphie, paléoécologie. *Travaux de l'Institut de Spéologie Emile Racovitza*, 36: 135-206.

Paunescu, A.-C. (2005). *Chionomys nivalis* Martins, 1842 et *Microtus* (*Suranomys*) *malei* Hinton, 1907 (Arvicolinae, Rodentia, Mammalia) dans le remplissage de la Grotte de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées orientales, France). Étude comparative des populations. *Dacia*, n.s., 48-49: 455-469.

Pemán, E. (1985). Aspectos climáticos y ecológicos de los micromamíferos del yacimiento de Erralla. *Munibe*, 37: 49-57.

Pemán, E. (1994). Los micromamíferos de Laminak II (Berritua, Bizkaia). *Kobie (Serie Paleoantropología)*, 21: 225-233.

Pinto-Llona, A. C., Clarck, G., Karkanas, P., Blackwell, B., Skinner, A. R., Andrews, P., Reed, K., Miller, A., Macías-Rosado, R. y Vakiparta, J. (2012). The Sopena Rockshelter, a new site in Asturias (Spain) bearing evidence on the Middle and Early Upper Palaeolithic in northern Iberia. *Munibe (Antropologia-Arkeologia)*, 63: 45-79.

Preusser, F., Graf, H. R., Keller, O., Krayss, E. y Schlüchter, C. (2011). Quaternary glaciation history of northern Switzerland. *Journal of Quaternary Science*, 60: 282-305.

Rink, W. J., Schwarcz, H. P. y Lee, H. K. (1997). ESR dating of Mousterian levels at El Castillo Cave. Cantabria, Spain. *Journal of Archaeological Science*, 24: 593-600.

Rios-Garaizar, J., Garate Maidagan, D., Gómez-Olivencia, A., Iriarte, E., Arceredillo-Alonso, D., Iriarte-Chiapusso, M. J., Garcia-Ibaibarriaga, N., García-Moreno, A., Gutierrez-Zuagsti, I., Torres, T., Aranburu, A., Arriolabengoa, M., Sallon, S., Murelaga, X., Ordiales, A., Ortiz, J. E., Rofes, J. y San Pedro, Z. (2015). Short-term Neandertal occupations in the late Middle Pleistocene of Arlanpe (Lemoa, northern Iberian Peninsula). *Comptes Rendus Palevol*, 14: 233-244.

Rabineau, M., Berné, S., Olivet, J.-L., Aslanian, D., Guillocheau, F. y Joseph, P. (2006). Paleo sea levels reconsidered from direct observation of paleoshoreline position during Glacial Maxima (for the last 500,000 yr). *Earth and Planetary Science Letters*, 252: 119-137.

Rodrigues, T., Voelker, A. H. L., Grimalt, J. O., Abrantes, F. y Naughton, F. (2011). Iberian Margin sea surface temperature during MIS 15 to 9 (580-300 ka): Glacial suborbital variability versus interglacial stability. *Paleoceanography*, 26: PA1204.

Rofes, J., García-Ibaibarriaga, N., Murelaga, X., Arrizabalaga, A., Iriarte, M.-J., Cuenca-Bescós, G. y Villaluenga, A. (2012). The southwesternmost record of *Sicista* (Mammalia: Dipodidae) in Eurasia, with a review of the palaeogeography and

palaeoecology of the genus in Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 348-349: 67-73.

Rohling, E. J., Foster, G. L., Grant, K. M., Roberts, A. P., Tamisiea, M. E. y Williams, F. (2014). Sea-level and deep-sea-temperature variability over the past 5.3 million years. *Nature*, 508: 477-482.

Royer, A. (2013). Étude paléoenvironnementale et paléoclimatique du Pléistocène supérieur du Sud-Ouest de la France, à partir d'analyses comparées d'associations fauniques et de biogéochimies effectuées sur les micromammifères. Thèse de Doctorat, École Pratiques des Hautes Études.

Ruiz Bustos, A. (1978). Edad y estudio faunístico del yacimiento kárstico de Las Yedras (sierra de Alfaguara, Granada). *Estudios Geológicos*, 34:323-330.

Ruiz Bustos, A. (2000). Estudio paleoecológico de los sedimentos con presencia del hombre de Neandertal en la Cueva de la Carihuela (Piñar, Granada). Ayuntamiento de Piñar, 1-91.

Ruiz Bustos, A. y García Sánchez, M. (1977). Las condiciones ecológicas del Musteriense en las depresiones granadinas. La fauna de micromamíferos en la cueva de La Carigüela (Piñar, Granada). *Cuadernos de Prehistoria de la Universidad de Granada*, 2: 7-17.

Ruiz Selfa, S. (1992). Estudio morfológico de una liebre ártica (*L. timidus*) hallada en Salvada, Álava. *Cuadernos de sección. Ciencias naturales*, 9: 203-221.

Sánchez, A. (1983). Estudio comparativo de las faunas pleistocénicas y actuales de micromamíferos (insectívoros y roedores) en Puenteviego (Santander). Tesis de licenciatura, Cátedra de Zoología de Vertebrados, Universidad Complutense de Madrid.

Sesé, C. (2007). Micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera) de la Peña de Estebanvela (Segovia). En: Cacho Quesada, C., Ripoll López, S. y Muñoz

Ibáñez, F. J. (coords.), La Peña de Estebanvela (Estebanvela-Ayllón, Segovia). Grupos Magdalenenses en el Sur del Duero. *Arqueología en Castilla y León*, 17: 145-166.

Sesé, C. (2013). Nuevos datos sobre los micromamíferos del yacimiento de La Peña de Estebanvela (Segovia). En: Cacho, C. (coord.), *Ocupaciones magdalenenses en el interior de la Península Ibérica. La Peña de Estebanvela (Ayllón, Segovia)*. Junta de Castilla y León – CSIC, 157-182.

Sevilla, P., Laplana, C., Blain, H.-A., Colino, F., Rodríguez, R. y Vega Toscano, G. (2009). Microvertebrados del nuevo yacimiento del Pleistoceno superior tardío del Abrigo del Monte (El Vellón, Madrid). En: Palmqvist, P. y Pérez-Claros, J. A. (coords.), *Comunicaciones de las XXV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*. Universidad de Málaga, 263-267.

Shakun, J. D., Lea, D. W., Lisiecki, L. E. y Raymo, M. E. (2015). An 800-kyr record of global surface ocean $\delta^{18}\text{O}$ and implications for ice volume-temperature coupling. *Earth and Planetary Science Letters*, 426: 58-68.

Svendsen, J. I., Alexanderson, H., Astakhov, V. I., Demidov, I., Dowdeswell, J. A., Henriksen, M., Hjort, C., Houmark-Nielsen, M., Hubberten, H. W., Ingólfson, O., Jakobsson, M., Kjær, K., Larsen, E., Lokrantz, H., Lunkka, J. P., Lyså, A., Mangerud, J., Maslenikova, O., Matioushkov, A., Murray, A., Möller, P., Niessen, F., Saarnisto, M., Siegert, C., Stein, R., Siegert, M. J. y Spielhagen, R. (2004). Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia. *Quaternary Science Reviews*, 23: 1229-1271

11. CONCLUSIONES

11. CONCLUSIONES

1 - La elevada diversidad y riqueza específica de las asociaciones de microvertebrados de los yacimientos de Pinilla del Valle son el resultado de cinco factores:

a) La utilización tanto en el campo (lavado de las muestras) como en el laboratorio (triado con binoculares a los aumentos adecuados) de la apropiada metodología de recuperación de los restos, mantenida a lo largo de sucesivas campañas de excavación, que ha permitido procesar grandes muestras de sedimento (Laplana *et al.*, 2013).

b) La localización biogeográfica de los yacimientos en el Sistema Central español, en el límite entre las zonas de influencia eurosiberiana y mediterránea, en un valle rodeado de elevaciones de hasta 2400 m, que favorecen la acumulación de precipitaciones respecto a las regiones más bajas que lo rodean (Laplana *et al.*, 2013).

c) Las particularidades topográficas del valle alto del río Lozoya, con un importante gradiente altitudinal en una extensión geográfica reducida, que favorecen la heterogeneidad de los hábitats disponibles en torno a los yacimientos (Laplana *et al.*, 2013).

d) Pequeñas diferencias cronológicas y climáticas en el registro sedimentario registrado en los yacimientos (Laplana *et al.*, 2013).

e) Existencia en algunos yacimientos de asociaciones promediadas temporalmente, que incluyen en los mismos sedimentos elementos acumulados, resedimentados y reelaborados (Laplana *et al.*, 2016).

2 - La recopilación de registros publicados de la especie *M. cabreræ* ha permitido comprobar que esta especie se encuentra presente en la península ibérica desde el MIS5 hasta la actualidad. En este intervalo, ha ocupado gran parte del sur de Francia, salvo la zona más occidental, y de la península ibérica, salvo la fachada norte de la región

cantábrica. Durante el Neolítico esta especie alcanza la mayor densidad de registros de su historia evolutiva (Laplana y Sevilla, 2013).

3 - El análisis de los cambios de distribución geográfica de *M. cabreræ* a lo largo de su historia evolutiva ha permitido reconocer dos etapas en las que experimentó una importante reducción de su área de distribución. La primera se produjo coincidiendo con el Último Máximo Glacial, etapa en la que la especie desaparece del sur de Francia y de la mitad norte de la península, y sus registros se encuentran solo en el sur la península ibérica. La segunda probablemente comenzó a mediados del Holoceno y ha crecido en intensidad en los últimos 2000 años. Como consecuencia, *M. cabreræ* no está presente en la actualidad en el sur de Francia ni en el noreste ni el extremo sur de la península ibérica (Laplana y Sevilla, 2013).

4 - La primera etapa de reducción del área de distribución en el MIS2 está claramente ligada al cambio hacia condiciones climáticas más frías y secas. La segunda etapa de retracción de la especie está vinculada a un cambio climático hacia condiciones más secas que se inició a mediados del Holoceno, y a la modificación del paisaje natural producida por el ser humano al final del Holoceno (Laplana y Sevilla, 2013).

5 - El reconocimiento de:

- a) el salto biométrico entre las poblaciones ibéricas de *Iberomys* del Pleistoceno Medio y del Superior,
- b) las diferentes tendencias evolutivas que experimentó la longitud del m1 a ambos lados de los Pirineos durante al menos el último tercio del Pleistoceno Medio,
- c) la existencia en el sur de Francia a finales de este intervalo de poblaciones de *Iberomys* de tamaño grande, similar al de *M. cabreræ* actual,

nos permiten proponer la hipótesis de que *M. cabreræ* se originó en el sur de Francia durante el último tercio del Pleistoceno Medio por un proceso cladogenético por especiación alopátrica, en el que los Pirineos se comportaron como una barrera que impuso el aislamiento y la divergencia entre las poblaciones de *Iberomys* de ambos lados de esta cordillera.

6 - En el tránsito Pleistoceno Medio-Superior (MIS6-inicio de MIS5?), la repentina presencia de poblaciones de *Iberomys* de tamaño grande en la península ibérica sugiere que poblaciones del sur de Francia atravesaron los Pirineos, se introdujeron en la península ibérica, y rápidamente sustituyeron a las poblaciones de tamaño pequeño que existían en aquel momento. Los Pirineos dejaron de ser una barrera, al menos para permitir el paso de norte a sur, por lo que consideramos más probable que esta situación se produjera en un momento frío (MIS6).

7 - Se comprueba la utilidad biocronológica del relevo de *M. brecciensis* por *M. cabreræ* en la península ibérica. A partir de los datos actuales, se trata de un suceso fácilmente reconocible porque se encuentra asociado a un salto del tamaño (media de la longitud del m1) entre ambas especies, siendo *M. cabreræ* de tamaño claramente superior a *M. brecciensis* (Laplana y Sevilla, 2013). Los datos cronológicos disponibles permiten situarlo en el tránsito Pleistoceno Medio-Superior (final del MIS6-comienzo del MIS5). Por consiguiente, todas las citas de *M. brecciensis* en contextos cronológicos del Pleistoceno Superior corresponden muy probablemente a *M. cabreræ*. Se han analizado los casos que parecían contradecir este esquema, y se ha demostrado la robustez de la utilización del relevo como marcador biocronológico, que ha obligado a revisar los marcos cronológicos de yacimientos como H-02 del estanque de tormentas de Butarque (Laplana *et al.*, 2015a) o Cova Negra en Játiva. Algunos datos recientes, como el de Arriaga I, pueden contribuir a precisar la cronología del relevo si se confirman las edades asignadas a los registros del representante del linaje en el yacimiento. Otros, como el de la Cova del Rinoceront, precisan de una descripción más detallada que confirme la presencia en él de una u otra especie. Una vez precisada la identificación, será un yacimiento importante en la discusión de esta cuestión.

8 - El registro paleontológico de los yacimientos de Pinilla del Valle permite realizar aportaciones relevantes al estudio de los micromamíferos con preferencias por clima frío que habitaron la península durante el Pleistoceno Superior. En la Cueva del Camino se encuentra la especie *M. oeconomus malei* (Toni y Molero, 1990; Laplana *et al.*, 2013; anexo VI), que representa el registro más antiguo asociado a dataciones numéricas de *M. oeconomus* en la península ibérica. La Cueva de la Buena Pinta incluye uno de los registros más meridionales de toda Europa de *M. oeconomus* (Laplana *et al.*, 2016), junto con los de la Peña de Estebanvela (Sesé, 2007, 2013) y el Abrigo del Monte

(Sevilla *et al.*, 2009), todos ellos en el sector central de la península ibérica. En el caso de *M. oeconomus*, su registro en este yacimiento permite confirmar la presencia de esta especie en el centro de la península al final del MIS4 o comienzos del MIS3. La Cueva de la Buena Pinta incluye también el registro más meridional de Europa de la especie *M. gregalis* (Laplana *et al.*, 2016) y el único para toda la península de *O. cf. pusilla*, que supone también el registro más sudoccidental de esta especie en Europa (Laplana *et al.*, 2015b).

9 - La presencia de este conjunto de especies en la Cueva de la Buena Pinta permite confirmar que las condiciones que existieron cuando se depositaron los niveles en que se encuentran eran más frías que las actuales (Laplana *et al.*, 2015b, 2016).

10 - Se propone que los momentos más favorables para la entrada de estas especies en la península ibérica fueron el MIS6 y el intervalo MIS4-2, debido a la combinación de un nivel del mar mucho más bajo que el actual y una reducción de las masas forestales en torno a los Pirineos (Laplana *et al.*, 2015b).

11 - En el caso de *M. oeconomus*, se confirma que la entrada se produjo durante el MIS6, debido a la existencia de registros con dataciones numéricas en el MIS5 y de otros registros con dataciones inferidas en el MIS6. Se confirma también que la entrada se produjo por dos pasillos situados a ambos lados de los Pirineos, como lo sugiere la concentración de registros en esas regiones. La máxima densidad de registros de este taxón se produjo durante el MIS2, coincidiendo con las etapas más frías del Pleistoceno Superior. A partir de ese momento, la densidad de registros decrece hasta la extirpación de la especie del territorio ibérico.

12 – En relación con el papel biogeográfico de los Pirineos, los datos aportados tanto por especies de micromamíferos con preferencias por climas cálidos (*Iberomys*) como fríos (*M. oeconomus*) coinciden en confirmar que:

a) Los micromamíferos con preferencias por climas fríos carecen de registro durante la mayor parte de la segunda mitad del Pleistoceno Medio en la península ibérica. Solo al final de este período, en el MIS6, se reconoce la presencia de *M. oeconomus* en el norte

de la península. Sin embargo, estas especies sí cuentan con registro en el sur de Francia desde comienzos del Pleistoceno Medio.

b) Los Pirineos actuaron como una barrera para la dispersión de las especies de micromamíferos durante gran parte de la segunda mitad del Pleistoceno Medio. Este hecho impidió la entrada en la península de especies procedentes del norte y este del continente eurasiático a la península durante este intervalo temporal, que sin embargo sí alcanzaron el sur de Francia, y propició el desarrollo de procesos de especiación por aislamiento geográfico en linajes con distribución al norte y sur de los Pirineos.

c) Al final del Pleistoceno Medio, en el MIS6, se produjo un cambio en el comportamiento biogeográfico de los Pirineos, que pasaron a ser permeables a la dispersión de los micromamíferos, al menos de norte a sur. Este cambio provocó la entrada a la península de las especies con preferencias por climas fríos y del representante septentrional (*M. cabreræ*) del linaje con distribución transpirenaica (*Iberomys*).

d) Durante gran parte del Pleistoceno Superior es difícil precisar el comportamiento de los Pirineos a través del análisis realizado (presencia/ausencia de ciertas especies a uno u otro lado de los Pirineos), ya que las especies consideradas cuentan con registro a ambos lados de la cordillera. Solo al final del Pleistoceno Superior, se identifica una posible etapa de permeabilidad de sur a norte, con la reintroducción de *M. cabreræ* en el sur de Francia procedente de la península ibérica, si la recolonización de este territorio no fue realizada a partir de refugios crípticos presentes en el mismo y que todavía no han sido detectados.

e) El cambio de comportamiento de los Pirineos en el MIS6, cuando la cordillera se hace permeable al paso hacia la península de especies de micromamíferos que ya se encontraban en el sur de Francia desde mediados del Pleistoceno Medio, se debió al clima frío que caracterizó este estadio isotópico, sobre todo su parte final, que determinó la bajada del nivel del mar, la emersión de corredores a ambos lados de los Pirineos y la reducción de las masas forestales. Estos efectos pudieron verse incrementados por la mayor extensión de la plataforma de hielo sobre el continente eurasiático durante el MIS6 con respecto a otras etapas frías de la segunda mitad del

Pleistoceno Medio, o por el efecto acumulativo de deterioro de los ecosistemas producido por la sucesión de etapas frías.

Referencias

Laplana, C. y Sevilla, P. (2013). Documenting the biogeographic history of *Microtus cabreræ* through its fossil record. *Mammal Review*, 43: 309-332.

Laplana, C., Blain, H.-A., Sevilla, P., Arsuaga, J. L., Baquedano, E. y Pérez-González, A. (2013). Un assemblage de petits vertébrés hautement diversifié de la fin du MIS5 dans un environnement montagnard au centre de l'Espagne (Cueva del Camino, Pinilla del Valle, Communauté Autonome de Madrid). *Quaternaire*, 24 (2): 207-216.

Laplana, C., Herráez, E., Yravedra Sáinz de los Terreros, J., Báñez, S., Rubio-Jara, S., Panera, J., Rus, I., Pérez-González, A. (2015a). Biocronología de la Terraza Compleja de Butarque del río Manzanares en el Estanque de Tormentas al sur de Madrid (España). *Estudios Geológicos*, 71 (1): e028.

Laplana, C., Sevilla, P., Arsuaga, J. L., Arriaza, M. C., Baquedano, E., Pérez-González, A. y López-Martínez, N. (2015b). How far into Europe Did Pikas (Lagomorpha: Ochotonidae) Go during the Pleistocene? New Evidence from Central Iberia. *PLoS One*, 10 (11): e0140513:1-17.

Laplana, C., Sevilla, P., Blain, H.-A., Arriaza, M. C., Arsuaga, J. L., Pérez-González, A. y Baquedano, E. (2016). Cold-climate rodent indicators for the Late Pleistocene of Central Iberia: New data from the Buena Pinta Cave (Pinilla del Valle, Madrid Region, Spain). *Comptes Rendus Palevol*, 15: 696-706.

Sesé, C. (2007). Micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera) de la Peña de Estebanvela (Segovia). En: Cacho Quesada, C., Ripoll López, S. y Muñoz Ibáñez, F. J. (coords.), La Peña de Estebanvela (Estebanvela-Ayllón, Segovia). Grupos Magdalenienses en el Sur del Duero. *Arqueología en Castilla y León*, 17: 145-166.

Sesé, C. (2013). Nuevos datos sobre los micromamíferos del yacimiento de La Peña de Estebanvela (Segovia). En: Cacho, C. (coord.), Ocupaciones magdalenienenses en el interior de la Península Ibérica. La Peña de Estebanvela (Ayllón, Segovia). Junta de Castilla y León – CSIC, 157-182.

Sevilla, P., Laplana, C., Blain, H.-A., Colino, F., Rodríguez, R. y Vega Toscano, G. (2009). Microvertebrados del nuevo yacimiento del Pleistoceno superior tardío del Abrigo del Monte (El Vellón, Madrid). En: Palmqvist, P. y Pérez-Claros, J. A. (coords.), Comunicaciones de las XXV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Universidad de Málaga, 263-267.

Toni, I. y Molero, G. (1990). Los roedores (Rodentia, Mammalia) del yacimiento cuaternario de Pinilla del Valle (Madrid). Actas de Paleontología, 359-373.

ANEXO I

ANEXO I: Descripción del material de *Microtus cabreræ* Thomas, 1906 procedente de los yacimientos de Pinilla del Valle.

En los yacimientos del Valle Alto del Lozoya, *M. cabreræ* ha sido identificado en la Cueva del Camino, Abrigo de Navalmaíllo y Cueva de la Buena Pinta.

Para la descripción de los elementos morfológicos de los molares y la toma de medidas, se han seguido los esquemas presentados en Laplana *et al.* (2016) y Laplana *et al.* (2015) respectivamente.

Material y medidas

Disponemos de 47 primeros molares inferiores completos o fragmentados procedentes del sector norte del yacimiento de Camino, 2 primeros molares inferiores de los niveles 1-2 y 3 de la Cueva de la Buena Pinta, y de un fragmento de primer molar inferior del Abrigo de Navalmaíllo.

En las tablas 1 y 2 se presentan las medidas de las muestras de los yacimientos de la Cueva del Camino y de la Cueva de la Buena Pinta. En el caso del Abrigo de Navalmaíllo, no ha sido posible tomar medidas dado el carácter fragmentario del único resto hallado.

Descripción e identificación

La superficie oclusal de los primeros molares inferiores (Figs. 1 y 2) consta de un lóbulo posterior, cinco triángulos no comunicados entre sí, y un lóbulo anterior de morfología predominantemente triangular. Solo en 2 casos, un individuo juvenil y otro adulto (4,25% de los ejemplares), el triángulo T5 está comunicado con el lóbulo anterior, aunque la comunicación es estrecha. Los molares son ligeramente asimétricos respecto a su eje longitudinal, con los triángulos labiales algo más cortos que los linguales, y con la asimetría transversal más acentuada en los ejemplares juveniles. El lóbulo anterior está limitado en su base por los ángulos entrantes BRA3 y LRA4, que son siempre alternos y con el ángulo lingual más adelantado que el labial. En el lóbulo anterior, se encuentra siempre un T7 bien desarrollado y un LRA5 de profundidad

variable, pero presente de forma constante. La mayor variación entre ejemplares se reconoce en los elementos labiales del lóbulo anterior, lo que permite diferenciar una serie de morfotipos en la serie de molares estudiados (no se incluyen los ejemplares juveniles):

	n	min	med	max	DE
L	30	2,55	3,18	3,60	0,24
W	16	1,17	1,26	1,41	0,07
A/L	30	48,8	51,7	54,9	1,43
B/W	16	1,60	3,03	4,10	0,71
C/W	16	2,13	3,54	4,92	0,94
AS1	16	29,1	34,1	41,04	3,41
AS2	16	23,0	32,4	36,2	3,31
L/W	15	2,37	2,59	2,79	0,13

Tabla 1. Medidas de los primeros molares inferiores de M. cabreræ de la Cueva del Camino (longitud y anchura, en milímetros; los índices, adimensionales, están expresados como porcentajes, salvo el L/W).

	n	min	med	max	DE
L	2	3,25	3,28	3,30	-
W	2	1,73	1,75	1,76	-
A/L	2	53,2	53,3	53,3	-
B/W	2	2,34	2,35	2,36	-
C/W	2	3,13	3,14	3,15	-
AS1	2	30,7	32,1	33,6	-
AS2	1	-	30,2	-	-
L/W	2	2,54	2,57	2,60	-

Tabla 2. Medidas de los primeros molares inferiores de M. cabreræ de la Cueva de la Buena Pinta (longitud y anchura, en milímetros; los índices, adimensionales, están expresados como porcentajes, salvo el L/W).

- Morfotipo 1: sin T6, con el borde anterior del BRA3 recorrido por esmalte, recto o suavemente ondulado, hasta el vértice posterolabial del lóbulo anterior. Borde labial y anterior del lóbulo anterior desprovisto de esmalte.

- Morfotipo 2: similar al anterior, pero con un pequeño ángulo entrante en el esmalte del vértice posterolabial del lóbulo anterior, lo que determina la presencia de un incipiente T6, que se presenta con una suave ondulación o como un pliegue anguloso de desarrollo mucho menor que el resto de los triángulos del molar.
- Morfotipo 3: similar al anterior, pero con el triángulo T6 algo más desarrollado.
- Morfotipo 4: con T6 presente como un ángulo saliente bien definido, en cuya parte anterior se reconoce un BRA4 amplio, aunque de profundidad variable.
- Morfotipo 5: con T6, con BRA4, que se presenta como una suave ondulación de amplio radio y sin apenas profundidad, y con una interrupción del esmalte en el vértice posterolabial del lóbulo anterior (T6), que se prolonga como una zona libre de esmalte a lo largo de toda la altura del molar. En un ejemplar se aprecia un pequeño ángulo saliente hacia la mitad del BRA4.
- Morfotipo 6: similar al anterior, con un pequeño ángulo entrante en el ápice posterolabial del lóbulo anterior, en posición inmediatamente posterior a la interrupción del esmalte presente en este vértice. En un caso, hay comunicación parcial entre el triángulo T5 y el lóbulo anterior.

Se plantea una incertidumbre a la hora de identificar este pequeño ángulo entrante del ápice posterolabial del lóbulo anterior dentro del esquema terminológico utilizado en este trabajo, ya que, aunque por el criterio de numeración correlativa de los ángulos entrantes de cada lado del molar desde la parte posterior a la anterior, este ángulo sería el BRA4, en realidad este ángulo entrante no se encuentra enfrente al LRA4, sino que el que se encuentra en esta posición es el siguiente ángulo entrante de la serie labial, al que debería denominarse BRA5 si este pequeño entrante se identificara con el BRA4, lo que conduciría a una duplicidad de nombres de la misma estructura, ya que en otros ejemplares (morfotipos 4 y 5) es el BRA4 el que está enfrente al LRA4. Por ello, en este trabajo preferimos no incluir este ángulo entrante en el esquema de numeración correlativa y considerarlo como un elemento adicional al esquema dentario usual en los arvicolinos.

- Morfotipo 7: similar a los dos anteriores (con T6, con interrupción del esmalte en el vértice posterolabial del lóbulo anterior, con o sin pequeño ángulo entrante en este ápice), pero el BRA4 se hace más profundo, separando, aunque no completamente, los triángulos T6 y T7.

- Morfotipo 8: con T6 presente como una marcada ondulación orientada hacia la parte posterior del molar, sin BRA4.

Morfotipo	1	2	3	4	5	6	7	8
ejemplares	2	14	6	4	5	7	2	2
porcentaje	4,76%	33,33%	14,29%	9,52%	11,90%	16,67%	4,76%	4,76%

Tabla 3. Frecuencias absolutas y relativas de los morfotipos de los primeros molares inferiores en la población de *M. caberae* de la Cueva del Camino.

En el nivel 5 de la Cueva del Camino, el morfotipo predominante es el 2, con un tercio de los ejemplares pertenecientes a este morfotipo, seguido por los morfotipos 3, 4, 5 y 6, con frecuencias entre el 14 y el 9,5%. Los morfotipos 1, 7 y 8 son minoritarios. En la Cueva de la Buena Pinta, un molar procedente del nivel 1-2 pertenece al morfotipo 6 y otro, del nivel 3, al morfotipo 4 (Tabla 3).

En relación con el m3 (Fig. 3), los morfotipos presentes en la muestra son el 1 y el 2 de los definidos por Ayarzagüena y López Martínez (1976). El morfotipo 3, que se caracteriza por la confluencia de los triángulos T1 y T2 y por la oposición de los ángulos entrantes BRA1 y LRA2, característico de *M. brecciensis*, está ausente en la Cueva del Camino.

Justificación de la identificación

La atribución de algunas poblaciones de *Iberomys* a las especies *M. brecciensis* o *M. caberae* resulta en ocasiones delicada a consecuencia de la variación gradual de algunos de los caracteres utilizados en la separación de estas dos formas, como ha sido puesto de manifiesto por Paunescu y Brunet-Lecomte (2005), y que en algunos casos experimentan una evolución en mosaico. En el caso del material de la Cueva del

Camino (antes yacimiento de Pinilla del Valle), Cabrera-Millet *et al.* (1983) identificaron la especie presente en el yacimiento como *M. cabreræ* (sin aportar datos), mientras que Toni y Molero (1990) la identificaron como *M. breccensis*.

Las poblaciones de la Cueva del Camino y de la Cueva de la Buena Pinta se caracterizan por su gran tamaño y anchura de sus primeros molares inferiores, escasa asimetría y desarrollo importante de la parte anterior del molar, lo que las aproxima a la especie *M. cabreræ*. La morfología de los primeros molares inferiores tiende a ser compleja, con la presencia frecuente de elementos como el LRA4, que aunque ya se encuentra presente en poblaciones de especies como *M. huescarensis* y *M. breccensis*, aparece con más frecuencia en la especie *M. cabreræ*. Es frecuente también la presencia de una interrupción del esmalte en el ápice del borde posterolabial del lóbulo anterior, que en la Cueva del Camino se encuentra en un tercio de los ejemplares, y que es característica de *M. cabreræ*. Con respecto al tercer molar inferior, la ausencia de ejemplares con los ángulos entrantes BRA1 y LRA2 enfrentados (su presencia es un rasgo característico de *M. breccensis*) apoya la inclusión de la población de la Cueva del Camino en la especie *M. cabreræ*.

De acuerdo con estas características, la población de la Cueva del Camino debe atribuirse a *M. cabreræ*. El material de Camino es muy similar al descrito por Barroso Ruiz *et al.* (2006) procedente del yacimiento malagueño de la Cueva del Boquete de Zafarraya, identificado como *M. cf. cabreræ*, y de cronología ligeramente más moderna (estadios isotópicos 4 y 3) que el material de la Cueva del Camino (último tercio del estadio isotópico 5). La identificación en la Cueva del Camino, yacimiento datado al comienzo del último tercio del MIS5, de la especie *M. cabreræ* supone que en la península ibérica la transición entre *M. breccensis* y esta especie se produjo o a inicios del Pleistoceno Superior o a finales del Pleistoceno Medio, ya que *M. breccensis* ha sido identificada en yacimientos de finales del Pleistoceno Medio, en el MIS6 (Sala de los Huesos, Hanquet, 2011; yacimiento H-02 del estanque de tormentas de Butarque, Laplana *et al.*, 2015).

Referencias

Ayarzagüena, J. y López Martínez, N. (1976). Estudio filogenético y comparativo de *Microtus cabreræ* y *Microtus brecciensis*. Doñana, Acta Vertebrata, 3 (2): 181-204.

Barroso Ruiz, C., Desclaux, E. y Abbassi, M. (2006). Les rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Pléistocène supérieur de la Grotte du Boquete de Zafarraya. En: Barroso Ruiz, C. y de Lumley, H. (dir.), La Grotte du Boquete de Zafarraya. Consejería de Cultura, Junta de Andalucía, 927-977.

Cabrera-Millet, M., López-Martínez, N y Michaux, J. (1983). Un exemple de lignée endémique iberoccitane, les campagnols *Microtus brecciensis* et *Microtus cabreræ* (Mammalia, Rodentia): étude phylogénétique et contexte écologique d'un phénomène évolutif récent. En: Buffetaut, E., Mazin, J.M. y Salomon, E. (eds.), Actes du Symposium paléontologique G. Cuvier, Montbéliard, 525-538.

Hanquet, C. (2011). Évolution des paléoenvironnements et des paléoclimats au Pléistocène moyen, en Europe méridionale, d'après les faunes de micromammifères. Thèse Université Montpellier III-Paul Valéry.

Kretzoi, M. (1941). Die Unterpleistozäne Säugetierfauna von Betfia bei Nagyvárád. Földtani Közlöny, 71 (7-12): 308-335.

Laplana, C. y Sevilla, P. (2013). Documenting the biogeographic history of *Microtus cabreræ* through its fossil record. Mammal Review, 43: 309-332.

Laplana, C., Herráez, E., Yravedra Saínz de los Terreros, J., Bárez, S., Rubio-Jara, S., Panera, J., Rus, I. y Pérez-González, A. (2015). Biocronología de la Terraza Compleja de Butarque del río Manzanares en el Estanque de Tormentas al sur de Madrid (España). Estudios geológicos, 71 (1): e028.

Laplana, C., Sevilla, P., Blain, H.-A., Arriaza, M. C., Arsuaga, J. L., Pérez-González, A. y Baquedano, E. (2016). Cold-climate rodent indicators for the Late Pleistocene of

Central Iberia: New data from the Buena Pinta Cave (Pinilla del Valle, Madrid Region, Spain). *Comptes Rendus Palevol*, 15: 696-706.

Paunescu, A. C. y Brunet-Lecomte, P. (2005). Analyse odontométrique du sous-genre *Microtus* (*Iberomys*) Chaline, 1972 (Rodentia, Arvicolinae) du sud de la France au Pléistocène moyen et supérieur. *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, 45: 31-39.

Toni, I. y Molero, G. (1990). Los roedores (Rodentia, Mammalia) del yacimiento cuaternario de Pinilla del Valle (Madrid). *Actas de Paleontología*, 359-373.

Figura 1. Morfología de la superficie oclusal de los primeros molares inferiores de M. cabreræ de la Cueva del Camino. Todos los molares están representados como si fueran derechos para facilitar las comparaciones. a) m1d (PV'89 CAMINO B6 NIVEL5 Z=110-120); b) m1i (PV'05 CAMINO B4 NIVEL5 Z=170-180); c) m1i (PV'04 CAMINO Y7 NIVEL5 Z=130-140); d) m1i (PV'07 CAMINO Y7 NIVEL5 Z=180-190); e) m1 y m2 izquierdos (PV'03 CAMINO A5 NIVEL5 Z=140-150); f) m1i (PV'04 CAMINO Y8 NIVEL5 Z=100-110); g) m1d (PV'04 CAMINO Z8 NIVEL5 Z=120-130); h) m1d (PV'04 CAMINO Z8 NIVEL5 Z=120-130); i) m1i (PV'03 CAMINO B5 NIVEL5 Z=140-150); j) m1d (PV'05 CAMINO Z8 NIVEL5 Z=140-150); k) m1d (PV'06 CAMINO C4 NIVEL5 Z=180-190); l) m1d (PV'05 CAMINO A7 NIVEL5 Z=150-160); m) m1d (PV'06 CAMINO A3 NIVEL5 Z=170-180); n) m1i (PV'06 CAMINO B3 NIVEL5 Z=170-180). Escala gráfica: 2 mm.

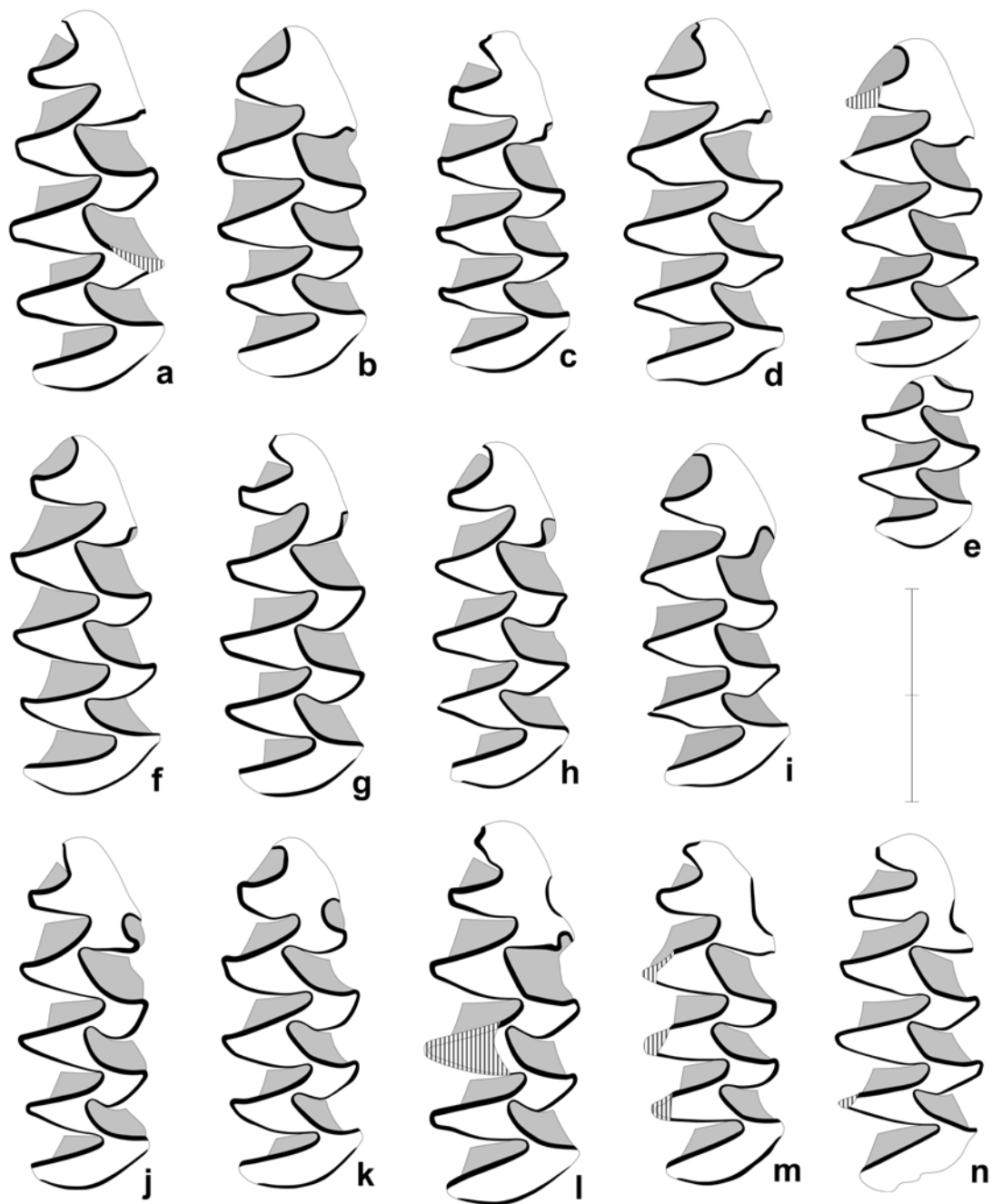


Figura 2. Morfología de la superficie oclusal de los primeros molares inferiores de M. cabreræ de la Cueva del Camino (a-i), y de la Cueva de la Buena Pinta (j, k). Con fines comparativos, se incluyen también los primeros molares inferiores de M. brecciensis (l-n) de de la Cueva de la Buena Pinta. Todos los molares están representados como si fueran derechos para facilitar las comparaciones. a) m1d (PV'04 CAMINO Y8 NIVEL5 Z=140-150); b) m1d (PV'04 CAMINO Y8 NIVEL5 Z=120-130); c) m1d (PV'89 CAMINO B6 NIVEL5 Z=110-120); d) m1d (PV'05 CAMINO B4 NIVEL5 Z=160-170); e) m1d (PV'03 CAMINO A6 NIVEL5 Z=150-160); f) m1i (PV'04 CAMINO Y8 NIVEL5 Z=100-110); g) m1i (PV'04 CAMINO Y8 NIVEL5 Z=140-150); h) m1d (PV'04 CAMINO Y8 NIVEL5 Z=140-150); i) m1d (PV'04 CAMINO A7 NIVEL5 Z=130-140); j) m1d (CBP'04 K51 NIVEL1-2); k) m1d (CBP'05 M49 NIVEL3 Z=210-220); l) m1i (CBP'06 M49 NIVEL5 TALLA5 Z=300-310); m) m1i (CBP'04 L52 NIVEL1/2); n) m1i (CBP'07 J53 NIVEL1/2 180-190). Escala gráfica: 2 mm.

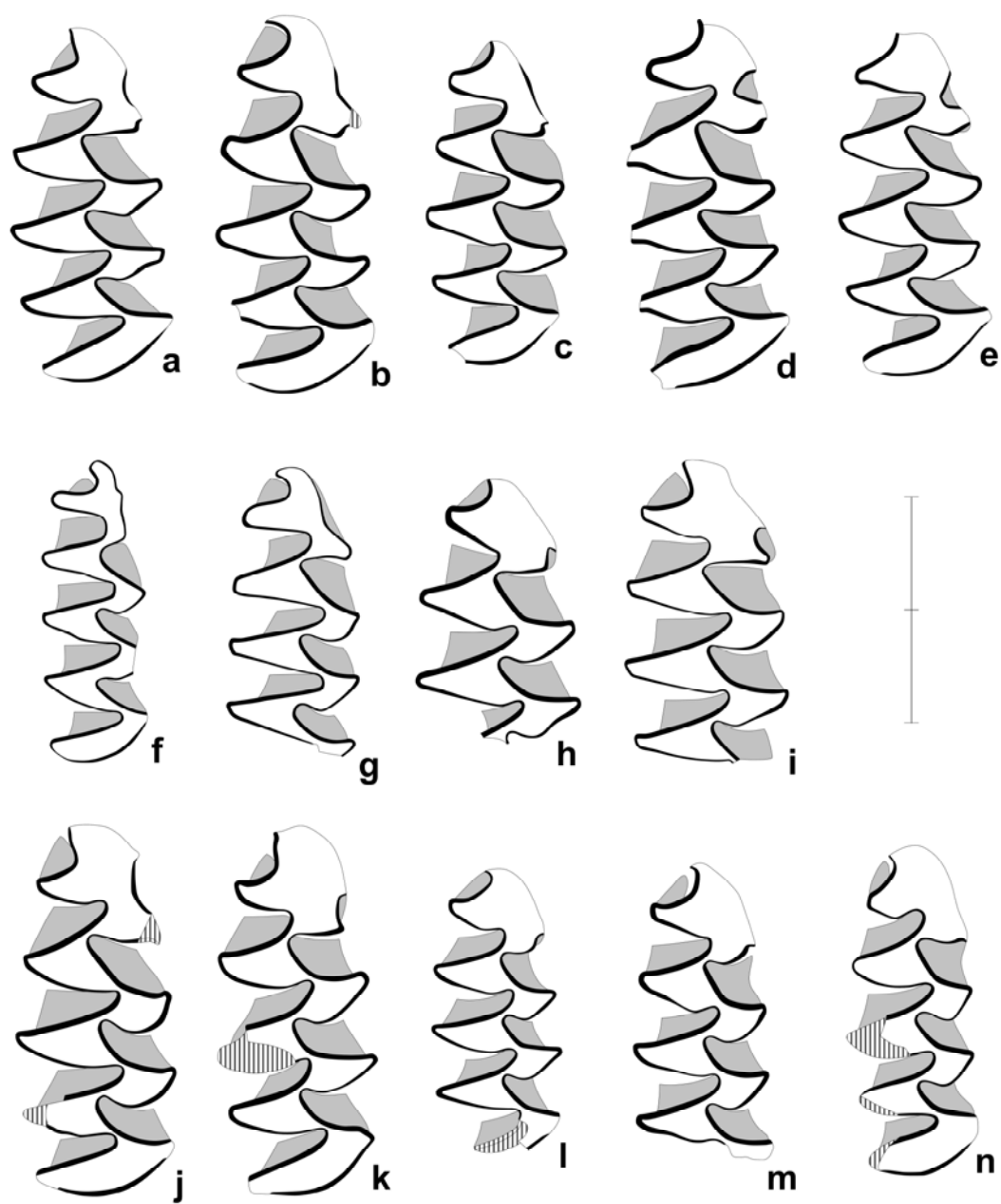
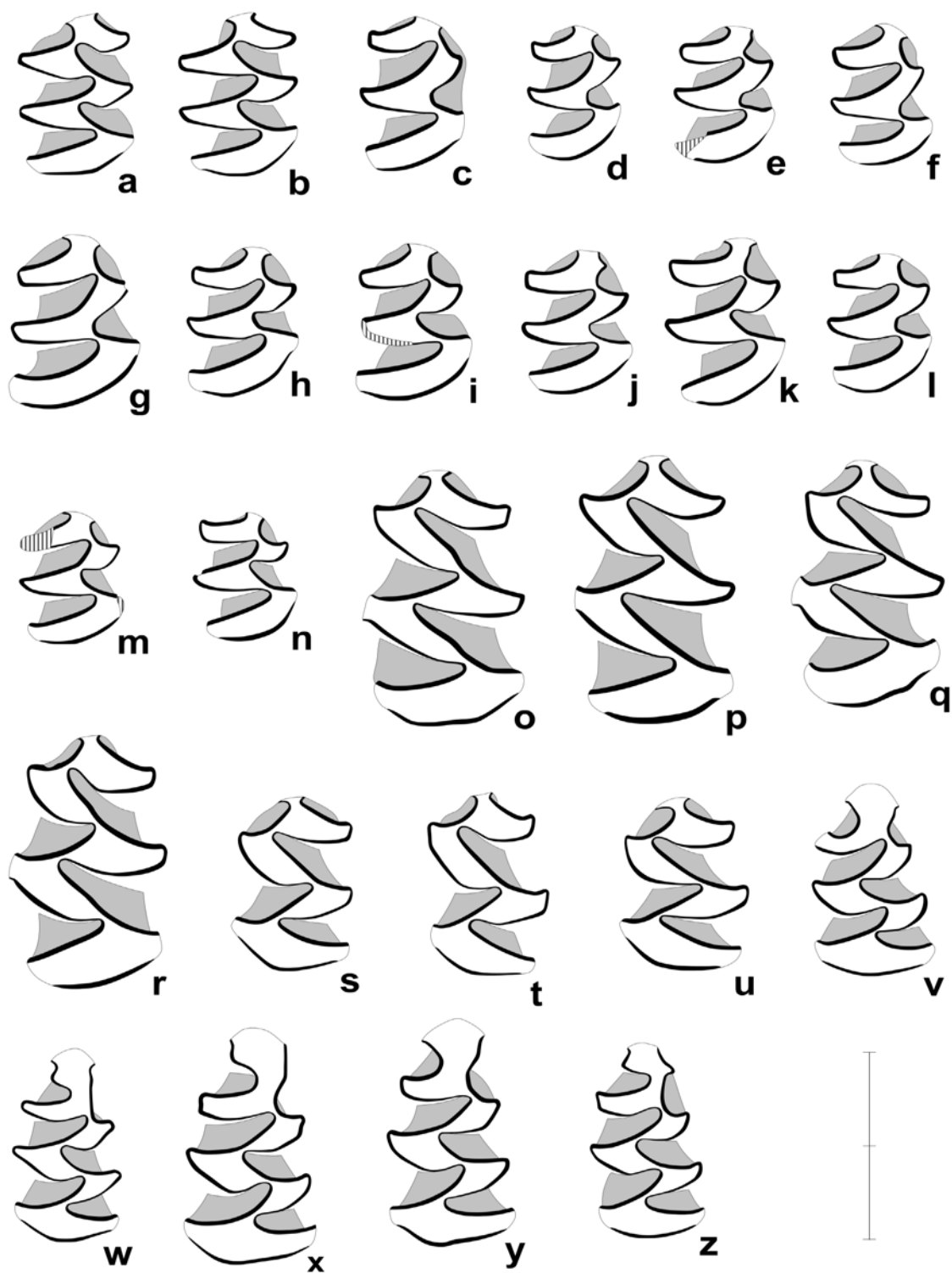


Figura 3. Morfología de la superficie oclusal de los molares de M. cabreræe distintos del m1 de la Cueva del Camino. Todos los molares están representados como si fueran derechos para facilitar las comparaciones. a) m2i (PV'03 CAMINO A5 NIVEL5 Z=140-150); b) m2d (PV'03 CAMINO A5 NIVEL5 Z=150-160); c) m3i (PV'02 CAMINO Y7 NIVEL5 Z=120-130); d) m3i (PV'03 CAMINO A5 NIVEL5 Z=140-150); e) m3d (PV'03 CAMINO A6 NIVEL5 Z=130-140); f) m3i (PV'04 CAMINO Y8 NIVEL5 Z=120-130); g) m3i (PV'04 CAMINO Y8 NIVEL5 Z=120-130); h) m3d (PV'03 CAMINO B6 NIVEL5 Z=140-150); i) m3d (PV'03 CAMINO X6 NIVEL5 Z=130-140); j) m3d (PV'04 CAMINO Y7 NIVEL5 Z=140-150); k) m3d (PV'04 CAMINO Z8 NIVEL5 Z=120-130); l) m3d (PV'04 CAMINO Z8 NIVEL5 Z=120-130); m) m3i (PV'03 CAMINO B6 NIVEL5 Z=140-150); n) m3d (PV'03 CAMINO X7 NIVEL5 Z=130-140); o) M1i (PV'06 CAMINO C4 NIVEL5 Z=180-190); p) M1i (PV'04 CAMINO Y8 NIVEL5 Z=140-150); q) M1i (PV'03 CAMINO X7 NIVEL5 Z=130-140); r) M1d (PV'04 CAMINO Z8 NIVEL6 Z=90-100); s) M2i (CAMINO Y8 NIVEL6 Z=70-80 M2i); t) M2i (PV'03 CAMINO B5 NIVEL5 Z=150-160); u) M2i (PV'03 CAMINO X7 NIVEL5 Z=140-150); v) M3d (PV'02 CAMINO Y8 NIVEL5 Z=120-130); w) M3d (PV'03 CAMINO A5 NIVEL5 Z=140-150); x) M3i (PV'04 CAMINO Z8 NIVEL5 Z=130-140); y) M3d (PV'03 CAMINO A6 NIVEL5 Z=150-160); z) M3d (PV'02 CAMINO Y7 NIVEL5 Z=120-130). Escala gráfica: 2 mm.



ANEXO II

ANEXO II: Lista de referencias bibliográficas que incluyen citas de registros fósiles de *Microtus cabreræ* utilizadas en el trabajo de Laplana y Sevilla (2013).

1 - Agustí, B., Alcalde, G., Burjachs, F., Juan-Muns, N., Oller, J., Ros, M. T. y Rueda, J. M. (1987). El yacimiento del paleolítico medio de la Cueva 120 (La Garrotxa, Cataluña). Primeros resultados. Cuaternario y Geomorfología 1: 1-13.

2 - Alcalde Gurt, G. (1986). Les faunes de rongeurs du Pléistocène Supérieur et de l'Holocène de Catalogne (Espagne) et leurs significations paléoécologiques et paléoclimatologiques. Thèse du Dîplome de l'École Pratique des Hautes Études.

3 - Alcalde i Gurt, G. (1987). Els rosegadors del paleolític superior de la Cova de l'Arbreda (Serinyà, Catalunya). Significació paleoecològica y paleoclimàtica. Cypsela 6: 89-96.

4 - Alcalde, G. (1988). Análisis de la microfauna. En: Olaria, C. (coord.), Cova Fosca. Un asentamiento meso-neolítico de cazadores y pastores en la serranía del Alto Maestrazgo. Monografies de Prehistòria i Arqueologia Castellonenques, 3: 339-344.

5 - Alcalde, G., Estévez, J. y Vila, A. (1981). Algunes precisions sobre l'estratigrafia de la Cova de l'Arbreda (Serinyà-Girona). Revista de Girona, 96: 189-193.

6 - Antunes, M. T., Manupella, G., Mein, P. y Zbyszewski, G. (1986). Goldra: premier gisement karstique en Algarve, fauna et industries. Ciências da Terra (UNL) 8: 31-42.

7 - Arsuaga, J. L., Baquedano, E., Pérez-González, A., Sala, M. T. N., García, N., Álvarez-Lao, D., Laplana, C., Huguet, R., Sevilla, P., Maldonado, E., Blain, H.-A., Quam, R., Ruiz Zapata, M. B., Sala, P., Gil García, M. J., Uzquiano, P. y Pantoja, A. (2010). El yacimiento arqueopaleontológico del Pleistoceno Superior de la Cueva del Camino en el Calvero de la Higuera (Pinilla del Valle, Madrid). Zona Arqueológica 13: 421-442.

- 8 - Arsuaga, J. L., Baquedano, E. y Pérez-González, A. (2011)- Neanderthal and carnivore occupations in Pinilla del Valle sites (Community of Madrid, Spain). En: Oosterbeek, L. (ed.), Proceedings of the XV World Congress of the International Union for Prehistoric and Protohistoric Sciences (Lisbonne, 4-9 september 2006). BAR International Series 2224: 111-119.
- 9 - Arsuaga, J. L., Baquedano, E., Pérez-González, A., Sala, N., Quam, R. M., Rodríguez, L., García, R., García, N., Álvarez-Lao, D., Laplana, C., Huguet, R., Sevilla, P., Maldonado, E., Blain, H.-A., Ruiz-Zapata, M. B., Sala, P., Gil-García, M. J., Uzquiano, P., Pantoja, A. y Márquez, B. (2012). Understanding the ancient habitats of the last-interglacial (late MIS 5) Neanderthals of central Iberia: Palaeoenvironmental and taphonomic evidence from the Cueva del Camino (Spain) site. *Quaternary International*, 275: 55-75.
- 10 - Asquerino, M. D., López, P., Ramos Sánchez, M. A., Sevilla, P., Molero, G. y Aparicio, M. T. (1998). Cova de la Sarsa. Sector II: Gatera. *Recerques del Museu d'Alcoi* 7: 47-88.
- 11 - Bañuls, S. y López-García, J.M. (2009). Análisis de los cambios paleoambientales del Pleistoceno Superior final-Holoceno a partir del estudio de micromamíferos en la Cova Colomera (Sant Esteve de la Sarga, Lleida). *Actas de las II Jornadas de Jóvenes en Investigación Arqueológica* (Madrid, 6, 7 y 8 de mayo de 2009) vol. II, 475-478.
- 12 - Bañuls, S. y López-García, J. M. (2010). Nota preliminar sobre el estudio de los roedores del Pleistoceno Superior de la Sala de las Chimeneas de la Cueva de Maltravieso (Cáceres, Extremadura). *Cidaris* 30: 67-72.
- 13 - Bañuls Cardona, S., López-García, J. M., Blain, H.-A. y Canals Salomó, A. (2012). Climate and landscape during the Last Glacial Maximum in southwestern Iberia: The small-vertebrate association from the Sala de las Chimeneas, Maltravieso, Extremadura. *Comptes Rendus Palevol* 11: 31-40.
- 14 - Barroso Ruiz, C., Desclaux, E. y Abbassi, M. (2006). Les rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Pléistocène supérieur de la Grotte du Boquete de Zafarraya. En: Barroso

Ruiz, C. y de Lumley, H. (dir.), La Grotte du Boquete de Zafarraya, 927-977. Consejería de Cultura, Junta de Andalucía, Sevilla, Spain.

15 - Brandy, L. D. (1976). Etude d'une population de *Microtus brecciensis* en Provence; relations avec les Campagnols méditerranéens actuels. Rapport sur le stage de paléontologie effectué au Laboratoire d'Evolution des Vertébrés: 14-25.

16 - Brandy, L. D. (1977). Les rongeurs de quelques grottes du Würm récent et du Postglaciaire, en Provence et en Languedoc. Suppl. Bull. A.F.E.Q. 47: 347-351.

17 - Brochier, J. E. (1977). Évolution des climats et des paysages vauclusiens au cours du Würmien récent et du Postglaciaire. Paléoécologie de l'homme fossile 1, Éditions du CNRS: 1-180.

18 - Chaline, J. (1972a). Les rongeurs du Pléistocène Moyen et Supérieur de France. Cahiers de Paléontologie: 1-410.

19 - Chaline, J. (1972b). Les rongeurs du Würmien II de la grotte de l'Hortus (Valflaunès, Hérault). In: de Lumley H (ed) La grotte moustérienne de l'Hortus. Études Quaternaires, Université de Provence, 1: 233-240.

20 - Cheylan, M. y Brandy, L. D. (1984). Etude de la faune de la grotte de la Citadelle à Vauvenargues, Bouches-du-Rhône. Cahiers Ligures de préhistoire et de protohistoire, N. S. 1: 142-147.

21- Clot, A. (1983). Déterminations de paléontologie quaternaire dans le bassin de l'Adour (première série). Cahiers du Groupe Archéologique des Pyrénées Occidentales 3: 121-139.

22 - Cochard, D. (2004). Les leporidés dans la subsistence paléolitique du sud de la France. Thèse de 3eme cycle, Université Bordeaux I, 1-354.

23 - Cooper, J. H. (1996). Quaternary micromammals from Gorham's Cave, Gibraltar, and their palaeoenvironmental significance. Almoraima 15: 69-85.

- 24 - Cortés-Sánchez, M., Morales-Muñiz, A., Simón-Vallejo, M. D., Bergadà-Zapata, M. M., Delgado-Huertas, A., López-García, P., López-Sáez, J. A., Lozano-Francisco, M. C., Riquelme-Cantal, J. A., Roselló-Izquierdo, E., Sánchez-Marco, A. y Vera-Peláez, J. L. (2008). Palaeoenvironmental and cultural dynamics of the coast of Málaga (Andalusia, Spain) during the Upper Pleistocene and early Holocene. *Quaternary Science Reviews* 27: 2176-2193.
- 25 - Crispim, J. A., Povoas, L. y Straus, L. G. (1993-1995). Further studies of Algarao da Goldra and Igrejhna dos Soidos: archeological cave sites in the Algarve (Portugal). *Algar, Boletim da Sociedade Espeleologica portuguesa* 4: 31-44.
- 26 - Cuenca-Bescós, G., López-García, J. M., Santiago Pérez, A. y Finlayson, C. (2007). Resultados preliminares del estudio de los micromamíferos del Pleistoceno superior de Gorham's Cave (Gibraltar). En: Braga, J. C., Checa, A. y Company, M. (eds.), *XXIII Jornadas de Paleontología, Libro de Resúmenes*: 40-41.
- 27 - Cuenca-Bescós, G., Martínez, I., Mazo, C., Sauqué, V., Ramón del Río, D., Rabal Garcés, R. y Canudo, J. I. (2010). Nuevo yacimiento de vertebrados del Cuaternario del sur del Ebro en Aguilón, Zaragoza, España. *III Congreso Ibérico de Paleontología, Lisboa*, 6-8.
- 28 - Curren, A. P. (2000). A Review of the Quaternary Mammals of Gibraltar. En: Stringer, C. B., Barton, N. E. y Finlayson, J. C. (eds.), *Neanderthals on the Edge*. Oxbow Books, 202-205.
- 29 - Daura, J., Sanz, M., García, M., Allué, E., Vaquero, M., Fierro, E., Carrión, J. S., López-García, J. M., Blain, H. A., Sánchez Marco, A., Valls, C., Albert, R. M., Fornós, J. J., Julià, R., Fullola, J. M. y Zilhao, J. (2013). Terrasses de la Riera dels Canyars (Gavà, Barcelona): the landscape of Heinrich Stadial 4 north of the "Ebro frontier" and implications for modern human dispersal into Iberia. *Quaternary Science Reviews*, 60: 26-48.
- 30 - Defleur, A., Bez, J.-F., Crégut-Bonnoure, E., Fontugne, M., Jeannet, M., Magnin, F., Tlon, B., Thion, M. y Combier, J. (1994a). Industries, biostratigraphie, restes

humains et datation du gisement moustérien de la Baume Néron (Soyons, Ardèche). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, série II 318: 1409-1414.

31 - Defleur, A., Bez, J.-F., Crégut-Bonnoure, E., Desclaux, E., Onoratini, G., Radulescu, C., Thinon, M. y Vilette, P. (1994b). Le niveau moustérien de la Grotte de l'Adaouste (Jouques, Bouches-du-Rhône). Approche culturelle et paléoenvironnements. Approche culturelle et paléoenvironnements. Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco 37: 11-48.

32 - Defleur, A., Crégut-Bonnoure, É., Desclaux, E. y Thinon, M. (2001). Présentation paléo-environnementale du remplissage de la Baume Moula-Guercy à Soyons (Ardèche): implications paléoclimatiques et chronologiques. L'Anthropologie 105 (3): 369-408.

33 - Denys, C. (2000). Small mammals of Ibex Cave: biostratigraphical and palaeoecological remarks. En: Finlayson, C., Finlayson, G. y Fa, D. (eds.), Gibraltar during the Quaternary: the southernmost part of Europe in the last two million years. Gibraltar Government Heritage Publications Monographs 1: 215-225.

34 - Desclaux, E., Defleur, A. (1997). Étude préliminaire des micromammifères de La Baume Moula-Guercy à Soyons (Ardèche, France). Systématique, biostratigraphie et paléoécologie. Quaternaire 8 (2-3): 213-223.

35 - Desclaux, E., El Hazzazi, N., Villette, P. y Dubar, M. (2008). Le contexte environnemental des occupations humaines. L'apport de la microfaune, des restes aviaires et de la malacofaune. En: Moncel, M.-H. (dir.), Le site de Payre: occupations humaines dans la vallée du Rhône à la fin du Pléistocène moyen et au début du Pléistocène supérieur. Mémoires de la Société préhistorique française 46: 91-105.

36 - Ducos, P. (1958). Le gisement de Chateauneuf-les-Martigues (Bouches-du-Rhône). Les mammifères et les problèmes de domestication. Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco 5: 119-133.

37 - Estévez, J. (1980). El aprovechamiento de los recursos faunísticos: aproximación a la economía en el Paleolítico catalán. *Cypsela* 3: 9-30.

38 - Farbos-Textier, S., Miskovsky, J., Marquet, J.-Cl., Meignen, L. y Coularou, J. (1981). Étude paléoclimatique en Languedoc oriental d'après les niveaux paléolithiques de la Grotte du Salpêtre de Pompignan (Pompignan, Gard). *Bulletin de l'Association Française pour l'étude du Quaternaire* 3-4: 129-147.

39 - Fernández-García, M. y López-García, J. M. (2012). Resultados preliminares del estudio de los roedores del Pleistoceno Superior-Holoceno de la cueva del Toll (Moia, Barcelona). En: Martínez-Pérez, C., Furió, M., Santos-Cubedo, A. y Poza, B. (eds.), *X Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología, Libro de Resúmenes*: 122-125.

40 - Fernández López de Pablo, J. F. y Guillem Calatayud, P. (2005). Nuevos datos sobre el Neolítico en el Maestrazgo: el Abric del Mas de Martí (Albocàsser, Castelló). En: Ontañón Peredo, R., García-Moncó Piñeiro, C. y Arias Cabal, P. (coords.), *Actas del III Congreso del Neolítico en la Península Ibérica, Santander, 5 a 8 de octubre de 2003*: 879-890.

41 - Fuentes Jiménez, J. M. (1989). Roedores del yacimiento solutrense "Cueva de los Ojos" (Cozvíjar, Granada). Resúmenes de las V Jornadas de Paleontología, Valencia, Spain.

42 - Gambéri Almendra De Carvalho, L., Argant, A., Argant, J., Barth, P., Boudadi-Maligne, M., Boulbes, N., Brugal, J.-P., Caramelli, D., Condemi, S., Crégut, E., Debard, E., Errera, M., Farre, B., Fare, M., Fernandez, P., Geigl, E. M., Harter-Lailheugue, S., Jeannet, M., Lateur, N., Mallye, J.-B., Martin, S., Monney, J., Roman, C., Rousselières, F., Sabaut, M. y Valli, A. (2011). L'aven de l'Arquet - Barjac. Étude d'un aven piège. *Ardèche Archéologie*, 28: 3-10.

43 - Garrido García, J. A., Triano Muñoz, E. C. y Soriguer, R. C. (2010). Revisión del estatus del topillo de Cabrera "*Microtus cabreræ*" Thomas, 1906 y la rata de agua "*Arvicola sapidus*" Miller, 1908 en las Sierras Subbéticas (Andalucía). *Galemys*, 22 (2): 19-26.

- 44 - Gil Bazán, E. (1985). Estudio de los micromamíferos (Rodentia) de la Cueva del Coscojar, Mora de Rubielos, Teruel. Teruel 73: 37-58.
- 45 - Gil, E. (1988). Los micromamíferos (Insectivora, Rodentia). En: Liñán, E. (coord.), Estudio geológico y paleontológico de la Cueva de las Graderas (Molinos, Teruel). Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza 3 (1): 31-42.
- 46 - Gil, E. y Lanchares, E. (1988). Los roedores del yacimiento musteriense de la Cueva de Gabasa (Pirineo Aragonés). Interés paleoecológico. Geogaceta 3: 5-7.
- 47 - Guillem Calatayud, P. (1995). Paleontología continental: microfauna. El Cuaternario del País Valenciano: 227-233. Universitat de Valencia y Asociación Española para el Estudio del Cuaternario.
- 48 - Guillem Calatayud, P. M. (1999). Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora y Chiroptera) de la Secuencia Holocena de la Cova de les Cendres y Cova de Bolumini. Saguntum, extra 2: 31-36.
- 49 - Guillem Calatayud, P. M. (2000). Secuencia climática del Pleistoceno medio final y del Pleistoceno superior inicial en la fachada central mediterránea a partir de micromamíferos (Rodentia e Insectivora). Saguntum, 32: 9-30.
- 50 - Guillem Calatayud, P. M. (2001). Los micromamíferos y la secuencia climática del Pleistoceno Medio, Superior y Holoceno, en la fachada central mediterránea. En: Villaverde, V. (ed.), De neandertales a cromañones. El inicio del poblamiento humano en las tierras valencianas, 57-72. Universitat de Valencia, Valencia, Spain.
- 51 - Guillem Calatayud, P. (2006). Los micromamíferos (Insectivora, Rodentia y Chiroptera) del Abric de la Falguera, un pequeño fragmento de la historia de la vida. En: García Puchol, O. y Aura Tortosa, J. E. (coords.), El Abric de la Falguera (Alcoi, Alacant). 8.000 años de ocupación humana en la cabecera del río de Alcoi, 118-123 y 159-167. Alicante: Diputación Provincial, Ayuntamiento de Alcoy y Caja de Ahorros del Mediterráneo. Alcoy, Valencia, Spain.

52 - Guillem Calatayud, P. (2009). Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora y Chiroptera) de la secuencia holocena de la Cova de les Cendres. En: Bernabeu Aubán, J. y Molina Balaguer, L. (coords.), La Cova de Les Cendres (Teulada-Moraira, Alicante), 189-193. Universitat de València, Spain.

53 - Guillem-Calatayud, P. M. (2010). Micromamíferos del Cingle del Mas Cremat. En: Vizcaino León, D. (coord.), El Cingle del Mas Cremat (Portell de Morella, Castellón) un asentamiento en altura con ocupaciones del mesolítico reciente al neolítico final, 128-144. Parque Eólico de las Cabrillas, zona III del Plan Eólico Valenciano. Generalit Valenciana; Renomar; EIN Mediterráneo DL. Valencia, Spain.

54 - Guillem Calatayud, P. (2011). Els paisatges ramaders en època ibèrica. Una reconstrucció a partir dels micromamífers. *Arqueo Mediterrània* 12: 117-121.

55 - Guillem Calatayud, P., Guitart Perarnau, I., Martínez Valle, R., Mata Parreño, C. y Pascual Benito, J. L. (1992). L'ocupació prehistòrica de la Cova de Bolumini (Beniarbeig-Benimali-Marina Alta). Actes III Congrés d'Estudis de la Marina Alta, Institut d'Estudis Comarcals de la Marina Alta: 31-48.

56 - Heim de Balsac, H. (1939). Le campagnol denté, rarissime relict d'un phylum ibérique se retrouve à l'état subfossile en Languedoc. *Comptes Rendus des Séances de l'Academie des Sciences de Paris* 209: 123-125.

57 - Hinton, M. A. C. (1928). Note on the fossil voles. *The Journal of the Royal Anthropological Institute of London* 58: 110-111.

58 - Jeannet, M. (1978). Recherches sur les rongeurs quaternaires en 1978. Association Régionale pour le Développement des Recherches de Paléontologie et de Préhistoire et des Amis du Museum de Lyon. *Compte rendu d'Activités Annuelles*, Lyon: 71-74.

59 - Jeannet, M. (1979). Les rongeurs et l'environnement au Mont des Espelugues (Lourdes, Hautes-Pyrénées). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 115 (1-2): 53-64.

- 60 - Jeannet, M. (1985). Sur la présence de *Microtus cabreræ* (Arvicolidae, Rodentia) dans les Pyrénées orientales (France). Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon 54 (5): 120-121.
- 61 - Jeannet, M. (1988). Les rongeurs des niveaux néolithiques de la grotte de Saint-Marcel (Ardèche). Ardèche Archéologie 5: 46.
- 62- Jeannet, M. (2000a). Biométrie et écologie de *Microtus brecciensis* (Mammalia, Rodentia). Revue de Paléobiologie 19 (2): 339-357.
- 63 - Jeannet, M. (2000b). Gruta da Figueira Brava. Les rongeurs. Memórias da Academia das Ciências de Lisboa, Classe de Ciências 38: 179-243.
- 64 - Jeannet, M. (2001). La microfaune et l'environnement de la grotte du Noisetier à Fréchet (Hautes-Pyrénées). Bulletin de la Société Préhistorique Ariège-Pyrénées 61: 83-91.
- 65 - Jeannet, M. y Vital, J. (2009). La grotte de la Chauve-Souris à Donzère (Drôme, France). L'environnement holocène par la méthode quantitative appliquée aux microvertébrés. Essai de définition et application. Revue de Paléobiologie 28 (1): 139-173.
- 66 - Jennings, R. P., Giles Pacheco, F., Barton, R. N. E., Collcutt, S. N., Gale, R., Gleed-Owen, C. P., Gutiérrez López, J. M., Higham, T. F. G., Parker, A., Price, C., Rhodes, E., Santiago Pérez, A., Schwenninger, J. L. y Turner, E. (2009). New dates and palaeoenvironmental evidence for the Middle to Upper Palaeolithic occupation of Higueral de Valleja Cave, southern Spain. Quaternary Science Reviews, 28: 830-839.
- 67 - López García, J. M. (2007). Primeros datos sobre los microvertebrados del Pleistoceno Superior del Abric Romaní (Capellades, Barcelona). En: Cambra-Moo, O. et al. (eds.), Cantera Paleontológica, 235-245. Diputación Provincial de Cuenca, Cuenca, Spain.

- 68 - López-García, J. M. (2008a). Late Pleistocene small mammals from Abric Romaní (Barcelona, Spain). *Annali dell'Università degli Studi di Ferrara*, vol. spec.: 105-110.
- 69 - López García, J. M. (2008b). Evolución de la diversidad taxonómica de los micromamíferos en la península ibérica y cambios paleoambientales durante el Pleistoceno Superior. Tesis Doctoral, Universitat Rovira i Virgili.
- 70 - López García, J. M. (2011). Los micromamíferos del Pleistoceno Superior de la Península Ibérica. Evolución de la diversidad taxonómica y cambios paleoambientales. Editorial Académica Española, 416p.
- 71 - López-García, J. M. y Cuenca-Bescós, G. (2010). Évolution climatique durant le Pléistocène Supérieur en Catalogne (nord-est de l'Espagne) d'après l'étude des micromammifères. *Quaternaire* 21 (3): 249-257.
- 72 - López García, J. M. y Morales Hidalgo, J. I. (2007). Análisis preliminar de los roedores (Mammalia) del nivel Nb del Abri Romaní (Capellades, Barcelona). *Actas del III Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología*: 95-104.
- 73 - López-García, J. M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G. y Galindo-Pellicena, M. A. (2007a). Nuevos datos sobre los microvertebrados (Amphibia, Squamata y Mammalia) del Pleistoceno Superior de la Cova del Gegant (Sitges, Barcelona). En: Braga, J. C., Checa, A. y Company, M. (eds.), *XXIII Jornadas de Paleontología, Libro de Resúmenes*: 114-115.
- 74 - López-García, J. M., Agustí, J. y Cuenca-Bescós, G. (2007b). Catalogue of the Late Quaternary Iberian micromammals (Rodentia, Eulipotyphla, Chiroptera) from the Museu de Geologia de Barcelona, Spain. *Treballs Museo Geologia Barcelona* 15: 5-23.
- 75 - López-García, J. M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G. y Arsuaga, J. L. (2008a). Chronological, environmental, and climatic precisions on the Neanderthal site of the Cova del Gegant (Sitges, Barcelona, Spain). *Journal of Human Evolution* 55: 1151-1155.

- 76 - López-García, J. M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., Vaquero, M., Alonso, S. y Alonso, C. (2008b). Primeros datos sobre los microvertebrados (Amphibia, Squamata y Mammalia) del Pleistoceno Superior final-Holoceno de la Cueva de Valdavara-1 (Becerreá, Lugo). Libro de resúmenes, XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Colunga: 142-143.
- 77 - López-García, J. M., Blain, H.-A., Allué, E., Bañuls, S., Bargalló, A., Martín, P., Morales, J. I., Pedro, M., Rodríguez, A., Solé, A. y Oms, F. X. (2010a). First fossil evidence of an "interglacial refugium" in the Pyrenean region. *Naturwissenschaften*, 97: 753-761.
- 78 - López-García, J. M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., Ruiz-Zapata, M. B., Dorado-Valiño, M., Gil-García, M. J., Valdeolmillos, A., Ortega, A. I., Carretero, J. M., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M. y Carbonell, E. (2010b). Palaeoenvironmental and paleoclimatic reconstruction of the Latest Pleistocene of El Portalón Site, Sierra de Atapuerca, northwestern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 292: 453-464.
- 79 - López-García, J. M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., Alonso, C., Alonso, S. y Vaquero, M. (2011a). Small vertebrates (Amphibia, Squamata, Mammalia) from the late Pleistocene-Holocene of the Valdavara-1 cave (Galicia, northwestern Spain). *Geobios* 44: 253-269.
- 80 - López-García, J. M., Cuenca-Bescós, G., Finlayson, C., Brown, K. y Giles Pacheco, F. (2011b). Palaeoenvironmental and palaeoclimatic proxies of the Gorham's cave small mammal sequence, Gibraltar, southern Iberia. *Quaternary International* 243 (1): 137-142.
- 81 - López-García, J. M., Blain, H.-A., Sanz, M. y Daura, J. (2012a). A coastal reservoir of terrestrial resources for Neanderthal populations in north-eastern Iberia: palaeoenvironmental data inferred from the small-vertebrate assemblage of Cova del Gegant, Sitges, Barcelona. *Journal of Quaternary Science* 27 (1): 105-113.

82 - López-García, J. M., Blain, H.-A., Bennàsar, M., Euba, I., Bañuls, S., Bischoff, J., López-Ortega, E., Saladié, P., Uzquiano, P. y Vallverdú, J. (2012b). A multiproxy reconstruction of the palaeoenvironment and palaeoclimate of the Late Pleistocene in northeastern Iberia: Cova dels Xaragalls, Vimbodí-Poblet, Paratge Natural de Poblet, Catalonia. *Boreas*, 41: 235-249.

83 - López-García, J. M., Blain, H.-A., Burjachs, F., Ballesteros, A., Allué, E., Cuevas-Ruiz, G. E., Rivals, F., Blasco, R., Morales, J. I., Rodríguez Hidalgo, A., Carbonell, E., Serrat, D. y Rosell, J. (2012c). A multidisciplinary approach to reconstructing the chronology and environment of southwestern European Neanderthals: the contribution of Teixoneres cave (Moià, Barcelona, Spain). *Quaternary Science Reviews*, 43: 33-44..

84 - López Martínez, N. y Sanchiz, F. B. (1981). Notas sobre los microvertebrados del yacimiento arqueológico de Pontones (Jaén). *Trabajos de Prehistoria* 34: 134-138.

85 - Marquet, J.-C. (1987). Les modifications de l'environnement Postglaciaire en France méditerranéenne d'après les rongeurs de l'Abeurador et de Font-Juvenal. En: Courtin, J.-C., Roudil, J.-L. y Vernet, J.-L. (eds.), *Premières communautés paysannes en méditerranée occidentale*:155-163. Comité National de la Recherche Scientifique, Paris, France.

86 - Marquet, J.-C. (1993). Paléoenvironnement et chronologie des sites du domaine atlantique français d'âge Pléistocène Moyen et Supérieur d'après l'étude des rongeurs. *Les cahiers de la claise*, Suppl. 2: 1-345.

87 - Michaux, J. (1993). Liste des rongeurs. En: Paccard, M. y Bouville, C. (eds.), *La grotte d'Unang à Malemort-du-Comtat*. Documents d'archéologie vauclusienne 4: 145-146. Services départementaux d'archéologie, Avignon, France.

88 - Molero, G., Maldonado, E., Iñigo, C., Sánchez, F. L. y Díez, A. (1989). El yacimiento del Pleistoceno superior de la Cueva del Búho (Perogordo, Segovia) y su fauna de vertebrados. V Jornadas de Paleontología, Resúmenes de Comunicaciones: 101-102.

89 - Muséum national d'Histoire naturelle (ed.) 2003-2012. National inventory of natural heritage, website : <http://inpn.mnhn.fr> . April 17, 2012.

90 - Niethammer, J. (1970). Über Kleinsäuger aus Portugal. Bonner Zoologische Beiträge 21: 89-118.

91 - Olària, C., Gusi, F., Carbonell, E., Ollé, A., Vallverdú, J., Allué, E., Bennàsar, L., Bischoff, J. L., Burjachs, F., Cáceres, I., Expósito, I., López, L., Saladié, P. y Vergés, J. M. (2004-5). Noves intervencions al jaciment plistocènic de la Cova de Dalt del Tossal de la Font (Vilafamés, Castelló). Quaderns de Prehistòria i Arqueologia de Castelló, 24: 9-26.

92 - Oms, X. F., Petit, M. A., Allué, E., Bargalló, A., Blain, H.-A., López-García, J. M., Martín, P., Morales, J. I., Pedro, M., Rodríguez, A. y Solé, A. (2009). Estudio transdisciplinar de la fosa EE1 de la Cova Colomera (Prepirineo de Lleida): implicaciones domésticas y paleoambientales en el Bronce Antiguo del noreste de la Península Ibérica. Trabajos de Prehistoria 66 (1): 123-144.

93 - Paunescu, A.-C. y Abbassi, M. (1999). Les rongeurs (Rodentia, Mammalia) de la grotte de Fontbrégoua (Var, France). Travaux de l'Institut de Spéologie Emile Racovitza 37-38: 247-300.

94 - Paunescu, A. C. y Brunet-Lecomte, P. (2005). Analyse odontométrique du sous-genre *Microtus* (*Iberomys*) Chaline, 1972 (Rodentia, Arvicolinae) du sud de la France au Pléistocène moyen et supérieur. Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco 45: 31-39.

95 - Pérez Ripoll, M. (1977). Los mamíferos del yacimiento musteriense de Cova Negra (Játiva, Valencia). Servicio de Investigación Prehistórica de la Diputación Provincial de Valencia, Trabajos varios 53: 1-150.

96 - Poitevin, F., Bayle, P. y Courtin, J. (1990). Mise en place des faunes de micromammifères (Rongeurs, Insectivores) dans la région méditerranéenne française au Post-Glaciaire. Vie et Milieu 40 (2-3): 144-149.

97 - Poitevin, F., Martinez Garcia, E-, Cassaing, J. y S  n  gas, F. (2005). Les micromammif  res des puits de Lattara. Lattara 18: 307-312.

98 - Povoas, L. (1991). Faunes de rongeurs actuelles et du Pl  istoc  ne Sup  rieur au Portugal; les evidences des sites de Avecasta et Caldeirao. Memorias e Noticias, Publicacoes do Museu e Laboratorio Mineralogico e Geologico da Universidade de Coimbra 112 (A): 275-283.

99 - Povoas, L. (2001). Contribu  o do estudo das associa  es de Roedores para o conhecimento de varia  es clim  ticas durante o Quatern  rio em Portugal. Actas da V Reuniao do Quatern  rio Ib  rico/I Congresso do Quatern  rio de Pa  ses de L  nguas Ib  ricas, Lisboa: 81-84.

100 - Povoas, L., Zilhao, J., Chaline, J. y Brunet-Lecomte, P. (1992). La faune de rongeurs du Pleistoc  ne superieur de la Grotte de Caldeirao (Tomar, Portugal). Quaternaire 3 (1): 40-47.

101 - P  voas, L., Brunet-Lecomte, P. y Chaline, J. (1993), Pr  sence de *Mus spretus* fossile dans l'Holoc  ne du Portugal. 3   Reun  i  n del Cuaternario Ib  rico. Coimbra: 485-489.

102 - Price, C. (2012). The small mammal fauna of Gorham's Cave. En: Barton, R. N. E., Stringer, C. B. y Finlayson, J. C. (eds.), Neanderthals in Context. A report of the 1995-1998 excavations at Gorham's and Vanguard Caves, Gibraltar. Oxford University School of Archaeology: Monograph 75. Institute of Archaeology, University of Oxford: 128-140.

103 - Riquelme Cantal, J. A. y Carri  n Garc  a, J. S. (2010). La Cueva de las Ventanas, P   nar (Granada): reconstrucci  n arqueol  gica de un cubil de hiena tardiglacial en el sur de la Pen  nsula Ib  rica. Zona Arqueol  gica 13: 344-352.

104 - Ruiz Bustos, A. (1996). Parameterization of the distribution of arvicolid tooth enamel. Acta Zoologica Cracoviensia 39 (1): 435-446.

105 - Ruiz Bustos, A. (1999). Biostratigraphy of the Continental Deposits in the Granada, Guadix and Baza Basins (Betic Cordillera). En: Gibert, J., Sánchez, F., Gibert, L. y Ribot, F. (eds.), Los Homínidos y su entorno en el Pleistoceno inferior y medio de Eurasia. Actas del Congreso Internacional de Paleontología Humana, Orce 1995. Museo de Prehistoria y Paleontología "J. Gibert", Ayuntamiento de Orce, 153-174.

106 - Ruiz Bustos, A. (2000). Estudio paleoecológico de los sedimentos con presencia del hombre de Neandertal en la Cueva de la Carihuela (Piñar, Granada). Ayuntamiento de Píñar, Granada, España.

107 - Ruiz Bustos, A. (2007). Aportaciones de las faunas de mamíferos a la bioestratigrafía y paleoecología de la cuenca de Guadix y Baza. En: Sanz de Galdeano, C. y Peláez, J. A. (eds.), La cuenca de Guadix-Baza. Estructura, tectónica y dataciones existentes, 11-27. Granada, Spain.

108 - Ruiz Bustos, A. y Riquelme Cantal, J. A. (1999). Análisis sistemático y ecológico de los roedores del Pleistoceno Superior procedentes de la Cueva de las Ventanas (Granada, España). En: Andreo, B., Carrasco, F. y Durán, J. J. (eds.), Contribución del estudio científico de las cavidades cársticas al conocimiento geológico, 277-288. Patronato de la Cueva de Nerja, Málaga, Spain.

109 - Sala, M. T. N., Arsuaga, J. L., Laplana, C., Ruiz Zapata, B., Gil García, M. J., García, N., Aranburu, A. y Algaba, M. (2011). Un paisaje de la Meseta durante el Pleistoceno Superior. Aspectos paleontológicos de la Cueva de la Zarzamora (Segovia, España). Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Geología) 105 (1-4): 67-85.

110 - Sánchez, A., Jiménez, J., Barbadillo, L. J., Fraile, S., Laplana, C., Morales, J., Quiralte, V., Salesa, M. J., Sánchez, I., Sanchiz, B., Soria, D. y Szyndlar, Z. (2005). Primeros datos faunísticos del Neolítico madrileño: la Cueva de la Ventana (Torrelaguna, Madrid). III Congreso del Neolítico de la Península Ibérica, Santander, 5-8 octubre de 2003: 155-165.

- 111 - Sarrión, I. (1980). La fauna pleistocénica de la Cova del Llentiscle (Villamarxant, Valencia). *Lapiaz* 6: 11-27
- 112 - Sesé, C. (2011). Micromamíferos (Erinaceiomorfos y Roedores) del final del Pleistoceno Superior y primera parte del Holoceno de Cova Fosca (Alto Maestrazgo, Castellón): Reconstrucción paleoambiental del entorno del yacimiento. *Archaeofauna* 20: 119-156.
- 113 - Sesé, C. y Ruiz-Bustos, A. (1992). Nuevas faunas de micromamíferos del Pleistoceno del Norte de la Provincia de Madrid (España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Geología)* 87 (1-4): 115-139.
- 114 - Sesé, C., Panera, J., Rubio-Jara, S. y Pérez-González, A. (2011a) Micromamíferos del Pleistoceno medio y Pleistoceno Superior en el Valle del Jarama: yacimientos de Valdocarros y HAT (Madrid, España). *Estudios Geológicos* 67 (1): 131-151.
- 115 - Sesé, C., Rubio-Jara, S., Panera, J. y Pérez-González, A. (2011b). Micromamíferos del Pleistoceno Superior del yacimiento de PRERESA en el valle del Manzanares y su contribución a la reconstrucción paleoambiental de la cuenca de Madrid durante el Pleistoceno. *Estudios Geológicos* 67 (2): 471-494.
- 116 - Sevilla, P. (1988) Estudio paleontológico de los Quirópteros del Cuaternario español. *Paleontologia i evolució* 22: 113-233.
- 117 - Slimak, L., Lewis, J. E., Crégut-Bonnoure, C., Metz, L., Ollivier, V., André, P., Chrzazvez, J., Giraud, G., Jeannet, M. y Magnin, F. (2010). Le Grand Abri aux Puces, a Mousterian site from the last Interglacial: Paleogeography, Paleoenviroment, and new excavation results. *Journal of Archaeological Science* 37: 2747-2761.
- 118 - Storch, G. y Uerpmann, H.-P. (1969). Kleinsäugerfunde aus dem bronzzeitlichen Siedlungshügel "Cabezo Redondo" bei Villena in SO-Spanien. *Senckenbergiana biologica* 50 (1-2): 15-22.

119 - Storch, G. y Uerpmann, H.-P. (1976). Die kleinsäugerknochen vom Castro do Zambujal. Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel 5: 130-138.

120 - Toni, I. y Molero, G. (1990). Los roedores (Rodentia, Mammalia) del yacimiento cuaternario de Pinilla del Valle (Madrid). Actas de Paleontología: 359-373.

121 - Tormo Cuñat, C. (2010). Los roedores e insectívoros de los niveles gravetienses de la Cova de les Cendres (Teulada-Moraria, Alicante). Implicaciones paleoclimáticas. Archivo de Prehistoria Levantina 28: 47-90.

122 - Turner, E., Jennings, R. P., Giles Pacheco, F., Barton, R. N. E., Collcut, S. N., Gale, R., Gleed-Owen, C. P., Gutiérrez López, J. M., Higham, T. F.G., Parker, A. Price, C., Rhodes, E., Santiago Pérez, A. y Schwenninger, J. L. (2008). Larger vertebrate remains from the Middle to Upper Palaeolithic occupations of Higueral de Valleja Cave, southern Spain. Hugo Obermaier-Gesellschaft für Erforschung des Eiszeitalters und der Steinzeit e. V., 32-35.

123 - Valensi, P., Bailon, S., Michel, V., Desclaux, E., Rousseau, L., Onoratini, G., Genty, D., Blamart, D. y de Lumley, H. (2007). Cadre climatique et environnemental des acheuléens de la grotte du Lazaret, à Nice. Données paléontologiques, biogéochimiques et radiométriques établies sur les faunes de vertébrés et d'invertébrés. ArchéoSciences, Revue d'Archéométrie, 31: 137-150.

124 - Valenzuela, S., Poitevin, F., Cornette, R., Bournery, A., Nadal, J. y Vigne, J.-D. (2009). Evolving ecosystems: ecological data from an Iron Age small mammals accumulation at Alorda Park (Catalonia, Spain). Journal of Archaeological Science 36: 1248-1255.

125 - Vaquero Rodríguez, M., Alonso Fernández, S., Alonso Fernández, C., Ameijenda Iglesias, A., Blain, H.-A., Fábregas Valcarce, R., Gómez Merino, G., de Lomberra Hermida, A., López-García, J. M., Lorenzo Merino, C., Lozano Ruiz, M., Rodríguez Rellán, C., Rosell i Ardèvol, J. y Serna González, M. R. (2009). Nuevas fechas

radiométricas para la Prehistoria del noroeste de la Península Ibérica: la cueva de Valdavara (Becerreá, Lugo). *Trabajos de Prehistoria*, 66 (1): 99-113.

126 - Vicente Gabarda, M., Martínez Valle, R., Guillem Calatayud, P. M. e Iborra Eres, M. P. (2009). El Cingle del Mas Cremat (Portell de Morella, Castelló). Un asentamiento en altura, con ocupaciones del Mesolítico reciente. En: Utrilla Miranda, P. y Montes Ramírez, L. (eds.), *El Mesolítico geométrico en la Península Ibérica. Monografías Arqueológicas (Prehistoria)*, 44: 361-374.

127 - Vigne, J. D. (2003). Le Campagnol méditerranéen: *Microtus cabreræ* Thomas, 1906. En: Pascal, M., Lorvelec, O., Vigne, J.-D., Keith, P. y Clergeau, P. (coords.), *Évolution holocène de la faune de Vertébrés de France: invasions et disparitions*, 100-101. Institut National de la Recherche Agronomique, Centre National de la Recherche Scientifique, Muséum National d'Histoire Naturelle. Rapport au Ministère de l'Écologie et du Développement Durable (Direction de la Nature et des Paysages), Paris, France.

128 - Vila i Mitja, A. (1985). El Cingle Vermell: assentament de caçadors-recol·lectors del Xè. mil·lenni BP. Excavacions Arqueològiques a Catalunya, Barcelona, Spain.

129 - Villaverde, V., Martínez-Valle, R., Guillem-Calatayud, P. M., Badal, E., Zalbidea, L. y García, R. (1997). Els nivells magdalenians de la Cova de les Cendres (Teulada, Moraira). Resultats del sondeig del quadre A-17. *Aguaits*, 13-14, 77-115.

130 - Villaverde, V., Román, D., Martínez, R., Badal, E., Bergadà, M. M., Guillem, P. M., Pérez, M. y Tormo, C. (2010). El Paleolítico superior en el País Valenciano. Novedades y perspectivas. En: Mangado Llach, X. (coord.), *El Paleolítico Superior Peninsular. Novedades del siglo XXI*, 85-113. Universitat d Barcelona, Barcelona, Spain.

131 - Watson, J., Paz, M. A., Tusell, M. y Mañosa, M. (2004). Análisis arqueofaunístico. Campaña de 1988. En: Martín Socas, D., Càmlich Massieu, M. D. y González Quintero, P. (eds.), *La Cueva de El Toro (Sierra de El Torcal-Antequera-Málaga). Un modelo de ocupación ganadera en el territorio andaluz entre el VI y II milenios A.N.E.*, 215-266. Arqueología Monografías, Junta de Andalucía, Sevilla, Spain.

132 - Ziegler, R. (1986). Argarzeitliche kleinsäugerfaunen vom Castellon Alto bei Galera und von Terrera del Reloj bei Dehesas de Guadix (provinz Granada). Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel 10: 136-149.

ANEXO III

ANEXO III: Lista de registros de *Microtus cabreræ* durante el Pleistoceno Superior utilizados en el trabajo de Laplana y Sevilla (2013), agrupados según los intervalos temporales considerados en este trabajo. Los números en la columna Referencias aluden a la numeración de las referencias bibliográficas del anexo II.

Cuadro UTM	Intervalo temporal	Yacimiento	Tipo de yacimiento	País	Región	Departamento(Provincia/Distrito)	Localidad	Unidad estratigráfica	Referencias
31TFJ3	MIS2	Abri de Soubeyras	Abrijo	Francia	Provence-Alpes-Côte d'Azur	Vaucluse	Ménèbes	2-3	(17)
31TCG1	MIS2	Cova Colomera	Cueva	España	Cataluña	Lérida	Sant Esteve de la Sarga	CE15	(11); (92); (77); (71)
31TDG3	MIS2	Cova de l'Arbreda	Cueva	España	Cataluña	Gerona	Sernya	Postolutrense	(2; 3); (5)
29TPH4	MIS2	Cueva de Valdevara I	Cueva	España	Galicia	Lugo	Becerrá	4, 6	(76, 79); (126)
30TVM3	MIS2	El Portalón	Cueva	España	Castilla-León	Burgos	Atapuerca	10 (subniv. 1-2, 7-11, 13-15)	(78); (70)
31SBC3	MIS2	Cova de les Cendres	Cueva	España	Comunidad Valenciana	Alicante	Teulada	IX-XVI	(47, 50); (130, 131)
30SYJ2	MIS2	Cova de Bolomini	Cueva	España	Comunidad Valenciana	Alicante	Benimeli-Beniatbelig	V	(55); (47); (131)
30SYJ2	MIS2	Cova Negra	Cueva	España	Comunidad Valenciana	Valencia	Xàtiva	I-III	(47, 49)
29SQD1	MIS2	Sala de las Chimeneas	Cueva	España	Extremadura	Cáceres	Cáceres	A y B (?)	(12); (13)
30SVG4	MIS2	Cueva de las Ventanas	Cueva	España	Extremadura	Granada	Piñar	Z4	(108); (103)
30SVG4	MIS2	Cueva de la Carriñuela	Cueva	España	Andalucía	Andalucía	Piñar	IV-V	(106)
29SQA3	MIS2	Higueral de Valleja Cave	Cueva	España	Andalucía	Cádiz	Arco de la Frontera	III-IV	(122); (66)
30SWG2	MIS2	Cueva de los Ojos	Cueva	España	Andalucía	Granada	Caniles	-	(122); (66)
30SVF1	MIS2	Cueva de la Pastora I	Cueva	España	Andalucía	Granada	Cozviljar	-	(104, 107)
30SVF1	MIS2	Cueva de Nerja	Cueva	España	Andalucía	Málaga	Nerja	-	(41)
29SND3	MIS2	Grotte de Calderao	Cueva	Portugal	Centro	Santarém	Tomar	LGM	(24)
30STF4	MIS2	Gorham's Cave	Cueva	Gibraltar	Gibraltar	Gibraltar	-	Eb, F, H, I, J, III	(98); (100)
MIS2-3	MIS2-3	Cueva de la Graderas	Cueva	España	Aragón	Teruel	Molinos	1b y 2	(33); (26); (80); (102)
31TDG2	MIS2-3	Cova del Toll	Cueva	España	Aragón	Barcelona	Molá	3	(45)
31TFK1	MIS3	Baume Néron	Cueva	España	Cataluña	Barcelona	Soyons	sin especificar	(39)
31TEJ3	MIS3	Grotte de l'Hortus	Cueva	Francia	Rhone-Alpes	Ardèche	Soyons	30; (62)	(30); (62)
31TBH3	MIS3	Grotte du Noisetier	Cueva	Francia	Languedoc-Rousillon	Hérault	Valfaunès	9, 20, 23, 27	(18, 19)
31TCG4	MIS3	Aven de l'Arquet	Cueva	Francia	Languedoc-Rousillon	Hérault	Fréchet	1bE	(64)
31TFK2	MIS3	Abrie Romani	Relleno cársico	Francia	Languedoc-Rousillon	Gard	Capellades	-	(42)
31TDF1	MIS3	Cova del Gegant	Cueva	España	Cataluña	Barcelona	Siges	Nb, D, J, O	(72); (67, 68, 69); (70)
31TDF1	MIS3	Terrasses de la Riera dels Canyars	Cueva	España	Cataluña	Barcelona	Siges	I-III	(2); (73, 74, 75, 81)
31TCF1	MIS3	Cova dels Xaragalls	Terraza	España	Cataluña	Barcelona	Gavà	-	(29)
30TLX3	MIS3	Cueva de Agullón P-7	Cueva	España	Aragón	Tarragona	Vimbodí-Poblet	4, 6-8	(82)
31TBG3	MIS3	Cueva de los Moros	Cueva	España	Aragón	Zaragoza	Agullón	-	(27)
30SYJ2	MIS3	Cova Negra	Cueva	España	Comunidad Valenciana	Huesca	Gabasa-Peralta de Calasanz	1 y 2	(45)
30SYK2	MIS3	Cova del Dalt	Cueva	España	Comunidad Valenciana	Valencia	Xàtiva	IV	(47, 49)
30TVL2	MIS3	Cueva del Buño-Cueva de la Zarzamora	Cueva	España	Comunidad Valenciana	Castellón	Vilafrades	IIa	(91)
30TVM3	MIS3	El Portalón	Cueva	España	Castilla-León	Segovia	Vilafrades	1 a 3	(88); (109)
29SQA3	MIS3	Higueral de Valleja Cave	Cueva	España	Castilla-León	Burgos	Perogordo	10	(77, 78)
30SVG4	MIS3	Cueva de la Carriñuela	Cueva	España	Andalucía	Cádiz	Atapuerca	V-VI	(122); (66)
30SVF1	MIS3	Boquete de Zafarraya	Cueva	España	Andalucía	Granada	Piñar	VI-X	(106)
29SND3	MIS3	Grueta de Figueras Brava	Cueva	Portugal	Extremadura	Málaga	Alcaucín	UA-UG	(14)
30STF4	MIS3	Grotte de Calderao	Cueva	Portugal	Centro	Santarém	Tomar	2	(98); (100)
30STF4	MIS3	Gorham's Cave	Cueva	Gibraltar	Gibraltar	Gibraltar	-	K	(23); (33); (26); (80); (102)
30STF4	MIS3	Devil's Tower	Cueva	Gibraltar	Gibraltar	Gibraltar	-	IV, SSLm.1-2, LBSmcf.2-9	(57); (18, 19); (33); (28)
30STF4	MIS3	Ibex Cave	Cueva	Gibraltar	Gibraltar	Gibraltar	-	-	(33)
MIS3-4	MIS3-4	Cova Negra	Cueva	España	Gibraltar	Gibraltar	-	unidades 3 y 4	(47, 49)
30TVL2	MIS4	Cueva de la Buena Pinta	Cueva	España	Comunidad Valenciana	Valencia	Xàtiva	V-XI	(8)
30TVL2	MIS4-5	Abrijo de Navalmaillo	Abrijo	España	Comunidad de Madrid	Madrid	Pinilla del Valle	-	(8)
30TVK3	MIS4-5	HAT	Terraza	España	Comunidad de Madrid	Madrid	Arganda del Rey	F	(8)
31TDF1	MIS4-5	Cova del Muscle	Cueva	España	Cataluña	Madrid	-	-	(113)
31TDG2	MIS4-5	Cova de les Teixoneres	Cueva	España	Rhone-Alpes	Barcelona	Siges	III	(37); (74); (69)
31TFK1	MIS5	Grotte de Payre	Cueva	Francia	Rhone-Alpes	Molá	Rompon	D, F(?), G(?)	(83)
31TFK4	MIS5	Baume Moula Guercy	Cueva	Francia	Rhone-Alpes	Ardèche	Soyons	XIV, XV (?)	(35)
31TFK4	MIS5	Grand Abri aux Puces	Abrijo	Francia	Provence-Alpes-Côte d'Azur	Ardèche	Soyons	-	(34); (32)
31TGJ2	MIS5	Grotte de l'Adauuste	Cueva	Francia	Provence-Alpes-Côte d'Azur	Entrechaux	Entrechaux	1	(117)
32TLP4	MIS5	Grotte de Le Lazaret	Cueva	Francia	Provence-Alpes-Côte d'Azur	Jouques	Jouques	9	(31)
31TEJ3	MIS5	Grotte du Salpêtre	Cueva	Francia	Languedoc-Rousillon	Nice	Nice	veles superiores de la unidad C	(123)
31TCK4	MIS5	Coudoulous II	Cueva	Francia	Languedoc-Rousillon	Gard	Pompignan	8, 10	(38); (86)
30SYJ2	MIS5	Cova de Bolomor	Cueva	España	Midi-Pyrénées	Lot	Pompignan	7	(22)
30SYJ2	MIS5	Cova Negra	Cueva	España	Comunidad Valenciana	Valencia	Tavernes de la Valldigna	I a VII	(47, 49)
30TVL4	MIS5	Cueva de las Pinturas	Cueva	España	Comunidad Valenciana	Valencia	Xàtiva	XII-XV	(95); (47, 49)
30TVK1	MIS5	Cueva del Camino	Cueva	España	Comunidad de Madrid	Madrid	Patones	-	(113)
30TVK1	MIS5	Prerresa	Terraza	España	Comunidad de Madrid	Madrid	Pinilla del Valle	-	(120); (7, 8, 9)
30SVG4	MIS5	Cueva de la Carriñuela	Cueva	España	Andalucía	Granada	Piñar	-	(115)
29SNB4	MIS5	Goldra	Relleno cársico	Portugal	Algarve	Faro	Loulé	XI	(106)
30STF4	MIS5	Gorham's Cave	Cueva	Gibraltar	Gibraltar	Gibraltar	-	SSLm.9	(6)
									(102)

ANEXO IV

ANEXO IV: Lista de registros de *Microtus cabreræ* durante el Holoceno Superior utilizados en el trabajo de Laplana y Sevilla (2013), agrupados según los intervalos temporales considerados en este trabajo. Los números en la columna Referencias aluden a la numeración de las referencias bibliográficas del anexo II.

Cuadro UTM	Intervalo temporal	Yacimiento	Tipo de yacimiento	País	Región	Departamento/Provincia/Distrito	Localidad	Unidad estratigráfica	Referencias
31TEJ4	subactual	Grotte du Lynx	Cueva	Francia	Languedoc-Roussillon	Hérault	Montbeller	-	(56)
30TYN1	subactual	Grotte des Espéluques	Cueva	Francia	Midi-Pyrénées	Hauts-Pyrénées	Lourdes	-	(21); (59)
31TBH3	subactual	Gerde	Relleno cársico	Francia	Languedoc-Roussillon	Hauts-Pyrénées	Gerde	-	(59)
32TKP4	subactual	Baume Bonne	Cueva	Francia	Provence-Alpes-Côte d'Azur	Alpes-de-Haute-Provence	Quinson	0	(94)
32TLP4	subactual	Vallonnet	Cueva	Francia	Provence-Alpes-Côte d'Azur	Alpes Maritimes	Roquebrune-Cap-Martin	-	(94)
30SYJ1	subactual	Cova del Llentiscle	Cueva	España	Comunidad Valenciana	Valencia	Villamarxant	IV	(111)
30SUC3	subactual	Los Hoyones	Cueva/Abrigo	España	Andalucía	Córdoba	Cabra	-	(42)
29SMD3	subactual	Caldas da Rainha	Cueva	Portugal	Centro	Lerida	Caldas da Rainha	-	(90)
31TFJ3	Edad Media	Abri de l'Eglise	Abrigo	Francia	Provence-Alpes-Côte d'Azur	Vaucluse	Méthamis	-	(61)
31TFK2	Edad del Hierro-Romano	Grotte de la Chauve-Souris	Cueva	Francia	Rhône-Alpes	Drôme	Donzère	5, 8	(65)
31TFJ3	Edad del Hierro-Romano	Abri de l'Eglise	Abrigo	Francia	Provence-Alpes-Côte d'Azur	Vaucluse	Méthamis	-	(62); (65)
31TDH3	Edad del Hierro-Romano	Abri de Font-Juvénal	Abrigo	Francia	Languedoc-Roussillon	Aude	Conques	1	(85); (86)
31TEJ4	Edad del Hierro-Romano	Lattara	Asentamiento urbano	Francia	Languedoc-Roussillon	Hérault	Lattes	PT348, PT471, PT129011	(97)
31TDH1	Edad del Hierro-Romano	Caune Ouest	Cueva	Francia	Languedoc-Roussillon	Pyrénées-Orientales	Bélesta de la Frontière	-	(89)
31TFJ3	Edad del Hierro-Romano	Alorda Park	Asentamiento urbano	España	Cataluña	Barcelona	Calafell	US 7019	(124)
30SYK2	Edad del Hierro-Romano	Elis Estrets-Racó de Rata	Asentamiento urbano	España	Comunidad Valenciana	Castellón	Vilaframés	UE 2004-2005	(54)
30TVL4	Edad del Hierro-Romano	Valdelorres de Jarama	Asentamiento urbano	España	Comunidad de Madrid	Madrid	Valdelorres de Jarama	-	datos inéditos
31TFK2	Calcolítico-Edad del Bronce	Grotte de la Chauve-Souris	Cueva	Francia	Rhône-Alpes	Drôme	Donzère	9,10,11	(65)
31TGJ2	Calcolítico-Edad del Bronce	Grotte de la Citadelle	Cueva	Francia	Provence-Alpes-Côte d'Azur	Bouches-du-Rhône	Vauvenargues	-	(21)
31TDH4	Calcolítico-Edad del Bronce	Grotte de Fontcombe	Cueva	Francia	Languedoc-Roussillon	Pyrénées-Orientales	Tautavel	-	(60); (62)
31TDH3	Calcolítico-Edad del Bronce	Abri de Font-Juvénal	Abrigo	Francia	Languedoc-Roussillon	Aude	Conques	2a, 2b	(85); (86)
31TDH1	Calcolítico-Edad del Bronce	Caune Ouest	Cueva	Francia	Languedoc-Roussillon	Pyrénées-Orientales	Bélesta de la Frontière	-	(89)
31TCG1	Calcolítico-Edad del Bronce	Cova Colomera	Cueva	España	Cataluña	Lérida	Sant Esteve de la Sarga	EE1, Asup	(11); (77); (78); (92)
31TDG2	Calcolítico-Edad del Bronce	Cova del Frare	Cueva	España	Cataluña	Barcelona	Sant Llorenç del Munt	3	(2)
31TDG2	Calcolítico-Edad del Bronce	Cova del Toli	Cueva	España	Cataluña	Barcelona	Moia	-	(56); (60); (61)
31TCF3	Calcolítico-Edad del Bronce	Cova Foradada	Cueva	España	Cataluña	Barcelona	Calafell	-	(67); (68)
31TDG3	Calcolítico-Edad del Bronce	Cova 120	Cueva	España	Cataluña	Gerona	Sales de Llierca	1	(1); (2)
29TPH4	Calcolítico-Edad del Bronce	Cueva de Valldavara I	Cueva	España	Galicia	Lugo	Becerraá	2	(76); (79)
30SXH3	Calcolítico-Edad del Bronce	Cabezo Redondo	Asentamiento urbano	España	Comunidad Valenciana	Alicante	Villena	-	(118)
31SBC3	Calcolítico-Edad del Bronce	Cova de les Cendres	Cueva	España	Comunidad Valenciana	Alicante	Teulada	III a I	(47); (48); (50); (52)
30SWG1	Calcolítico-Edad del Bronce	Castellón Alto	Asentamiento urbano	España	Andalucía	Granada	Galera	-	(132)
29SMB4	Calcolítico-Edad del Bronce	Agueirao de Goldra	Relleno cársico	Portugal	Algarve	Faro	Loulé	3	(101); (25); (98)
29SMD4	Calcolítico-Edad del Bronce	Castro do Zambujal	Asentamiento urbano	Portugal	Centro	Lisboa	Torres Vedras	-	(119)
31TFK2	Neolítico	Combe Obscure	Cueva	Francia	Rhône-Alpes	Ardèche	Lagorce	-	(16)
31TFK2	Neolítico	Grotte de la Chauve-Souris	Cueva	Francia	Rhône-Alpes	Drôme	Donzère	13, 14, 15	(65)
31TFK2	Neolítico	Baume d'Oullins	Cueva	Francia	Rhône-Alpes	Ardèche	Ognac	-	(127)
31TFK4	Neolítico	Grotte de Fontcombe	Cueva	Francia	Rhône-Alpes	Ardèche	Bidon	-	(61)
31TFJ4	Neolítico	Baume Claire and Baume Sourd	Cueva	Francia	Rhône-Alpes	Drôme	Francillon-sur-Roubion	-	(62); (65)
32TKP4	Neolítico	Abri de la Font-des-Pigeons	Abrigo	Francia	Provence-Alpes-Côte d'Azur	Bouches-du-Rhône	Châteauneuf-les-Martigues	10,11,13,16,17	(36); (96)
31TFJ3	Neolítico	Baume de Font-Brégoua	Cueva	Francia	Provence-Alpes-Côte d'Azur	Var	Salernes	-	(15); (16); (93); (94); (96)
31TDH3	Neolítico	Grotte d'Unang	Cueva	Francia	Provence-Alpes-Côte d'Azur	Vaucluse	Malenmort-du-Comtat	8, 9, 10	(15); (87)
31TDH3	Neolítico	Grotte de l'Abeurador	Cueva	Francia	Languedoc-Roussillon	Hérault	Félines-Minervois	2	(85); (86)
31TDH1	Neolítico	Abri de Font-Juvénal	Abrigo	Francia	Languedoc-Roussillon	Aude	Conques	2c-17	(85); (86)
31TDG2	Neolítico	Caune Ouest	Cueva	Francia	Languedoc-Roussillon	Pyrénées-Orientales	Bélesta de la Frontière	-	(89)
31TDG4	Neolítico	Cova del Frare	Cueva	España	Cataluña	Barcelona	Sant Llorenç del Munt	4 a 6	(2)
31TDG4	Neolítico	Cova del Pastoral	Cueva	España	Cataluña	Gerona	Sant Llorenç del Munt	espacio III	(2)
31TDG3	Neolítico	Cova 120	Cueva	España	Cataluña	Gerona	La Celleria de Ter	II	(1); (2)
31TDG3	Neolítico	Cova de l'Abreda	Cueva	España	Cataluña	Gerona	Sales de Llierca	Terra rosa	(2); (3)
31TCG1	Neolítico	Cova Colomera	Cueva	España	Cataluña	Lérida	Serinyà	CE12-13-14	(11); (77); (78)
30TXK3	Neolítico	Cueva del Coscoljar	Cueva	España	Aragón	Teruel	Mora de Rubielos	-	(44)
30TYM1	Neolítico	Cueva de Chaves	Cueva	España	Aragón	Huesca	Bastarás	1	datos inéditos
31SBC3	Neolítico	Cova de les Cendres	Cueva	España	Comunidad Valenciana	Alicante	Teulada	VII a IV	(47); (48); (50); (52)
30SYJ2	Neolítico	Cova de Bolimini	Cueva	España	Comunidad Valenciana	Alicante	Benimeli-Beniarbeig	III IV	(47); (48)
30SYH1	Neolítico	Abric de la Falguera	Abrigo	España	Comunidad Valenciana	Alicante	Alcoi	fase V-VI	(51)
30SYH1	Neolítico	Cova de la Sarsa-Sector II: Gatera	Cueva	España	Comunidad Valenciana	Valencia	Bocairent	1-3 y 5	(10); (116)
31TBG3	Neolítico	Abri de las Mas Martí	Abrigo	España	Comunidad Valenciana	Castellón	Albocasser	2	(40)
30TYK1	Neolítico	Cingle del Mas Cremat	Abrigo	España	Comunidad Valenciana	Castellón	Portell de Morella	IIIA-IIIB	(53); (126)
30TVL4	Neolítico	Cova Fosca	Cueva	España	Comunidad Valenciana	Castellón	Ares del Maestre	II	(4); (112)
30SUF3	Neolítico	Cueva de la Ventana	Cueva	España	Comunidad de Madrid	Madrid	Torrelaguna	UE1, UE7, UE26	(110)
30SUF3	Neolítico	Cueva de El Toro	Cueva	España	Andalucía	Málaga	Antequera	IIa y IIb	(131)
30SWH2	Neolítico	Cueva del Nacimiento	Cueva	España	Andalucía	Jáen	Pontones	2c-3	(84)
31TFJ4	Epipaleolítico-Mesolítico	Abri de la Font-des-Pigeons	Abrigo	Francia	Provence-Alpes-Côte d'Azur	Bouches-du-Rhône	Châteauneuf-les-Martigues	18,19	(36); (96)

Cuadro UTM	Intervalo temporal	Yacimiento	Tipo de yacimiento	País	Región	Departamento(Provincia/Distrito)	Localidad	Unidad estratigráfica	Referencias
31TFK4	Epipaleolítico-Mesolítico	Eden-Roc	Cueva	Francia	Provence-Alpes-Côte d'Azur	Vaucluse	Vaison-la-Romaine	I, II, III	(17)
31TFJ3	Epipaleolítico-Mesolítico	Abri de Soubeyras	Cueva	Francia	Provence-Alpes-Côte d'Azur	Vaucluse	Ménèrbes	1	(17)
31TFJ3	Epipaleolítico-Mesolítico	Abri du Bois Sauvage	Abrigo	Francia	Provence-Alpes-Côte d'Azur	Vaucluse	Bonneux	-	(17)
31TFJ3	Epipaleolítico-Mesolítico	Abri de l'Eglise	Abrigo	Francia	Provence-Alpes-Côte d'Azur	Vaucluse	Méthamis	-	(62); (65)
31TDH3	Epipaleolítico-Mesolítico	Grotte de l'Abbeurador	Cueva	Francia	Languedoc-Roussillon	Hérault	Félines-Minvrois	3 a 6	(85), (86)
31TEJ3	Epipaleolítico-Mesolítico	Grotte du Salpêtre	Cueva	Francia	Languedoc-Roussillon	Gard	Pompignan	F1, 1a	(86)
31TDG2	Epipaleolítico-Mesolítico	Cingle Vermell	Abrigo	España	Cataluña	Barcelona	Vilanova de Sau	talla 9 y 12	(3); (128)
30SYH1	Epipaleolítico-Mesolítico	Abri de la Falguera	Abrigo	España	Comunidad Valenciana	Alicante	Alcoi	fase VII-VIII	(51)
30TYK1	Epipaleolítico-Mesolítico	Cova Fosca	Cueva	España	Comunidad Valenciana	Castellón	Ares del Maestre	Epipaleolítico-Mesolítico	(112)
29SQD1	Epipaleolítico-Mesolítico	Cueva del Conejar	Cueva	España	Extremadura	Cáceres	Cáceres	-	datos inéditos

ANEXO V

ANEXO V: Contexto cronológico de los yacimientos franceses con *M. brecciensis* o *M. cabreræ* incluidos en la tabla 8.2.

Grotte de l'Escafe (Saint-Estève Janson): el material identificado inicialmente como *M. mediterraneus* y posteriormente como *M. brecciensis mediterraneus* procede de las capas D a H (Chaline, 1967, 1972a). El yacimiento carece de dataciones numéricas. A partir de las asociaciones de mamíferos identificadas, Bonifay (1971) lo sitúa en el Mindel. Chaline (1972a) sitúa el yacimiento en el Mindel terminal.

Grotte de la Carrière: el material identificado como *I. brecciensis* procede de la capa 4 (López-García *et al.*, 2016). El yacimiento carece de dataciones numéricas. La interpretación biocronológica de las asociaciones de micromamíferos identificadas ha llevado a López-García *et al.*, (2016) a proponer una edad entre 220-450 ka para este nivel. Por otro lado, la interpretación biocronológica de la asociación de grandes mamíferos del yacimiento llevó a Madurell-Malapeira *et al.* (2015) a proponer una edad en torno a 500-600 ka para el mismo.

Caune de l'Arago: el material identificado como *M. brecciensis mediterraneus* procede del complejo estratigráfico medio (Desclaux, 1992; Paunescu, 2001; Paunescu y Brunet-Lecomte, 2005; Hanquet, 2011). Las medidas corresponden a dos muestras, del conjunto I y III respectivamente de dicho complejo estratigráfico medio (Hanquet, 2011). El yacimiento, y en concreto el complejo estratigráfico medio, cuenta con numerosas dataciones obtenidas mediante ESR (Falgüères *et al.*, 2015), que sitúan el conjunto I en el MIS14 (*circa* 500 ka) y el conjunto III en el MIS12 (*circa* 450 ka).

Balaruc VII: el material identificado como *M. brecciensis orgnacensis* proceden de una brecha que rellena una fisura, sin que se hayan individualizado niveles en su interior (Brugal, 1981). El yacimiento carece de dataciones numéricas. A partir de la asociación de mamíferos identificada en el yacimiento, Brugal (1981) le asigna una edad comprendida entre el final del interglaciar Mindel-Riss y el comienzo del Riss (Brugal, 1981). Brugal y Boudadi-Maligne (2011) lo incluyen en el MIS11 o en el MIS9.

Orgnac 3: el material identificado como *M. brecciensis orgnacensis* procede de distintos niveles distribuidos de forma continua a lo largo de gran parte de la serie estratigráfica

del yacimiento (Chaline, 1972a; Jeannet, 1981, 2000b). El yacimiento cuenta con numerosas dataciones obtenidas por diferentes métodos. La mayor parte de ellas coinciden en asignar al conjunto de la serie del yacimiento una edad comprendida entre el MIS8 (niveles superiores) y el MIS9 (niveles inferiores) (Michel *et al.*, 2013; Moncel *et al.*, 2014), hace en torno a 260-320 ka.

Lunel-Viel (Grotte du Mas des Caves, Locus 1): el material identificado como *M. brecciensis* procede del Locus 1 (Jeannet, 1976). Las medidas del material se encuentran en Jeannet (2000a). El yacimiento carece de dataciones numéricas. A partir de las asociaciones de mamíferos Bonifay (1981) sitúa el yacimiento al final del interglacial Mindel-Riss, hace en torno a 300-350 ka, interpretación mantenida en trabajos posteriores (Fosse, 1996; Croitor *et al.*, 2008).

Pradayrol: el material identificado como *M. brecciensis* procede de las capas 2A y 2B (Marquet y Séronie-Vivien, 2016). Una datación de la capa 2A ha dado una fecha de 330 ± 5 ka (Blackwell *et al.*, 2009) dentro del MIS9. Sin embargo, la interpretación biocronológica de las asociaciones de micromamíferos lleva a Marquet y Séronie-Vivien (2016) a proponer una edad dentro de la primera mitad del MIS6 para este yacimiento.

Grotte des Cèdres: el material identificado como *M. brecciensis defleuri* procede de las capas II-III del yacimiento (Radulescu, 1995). Las dataciones por el método de U-Th son de 87 ± 8 ka para la capa II y de 97 ± 8 ka para la capa III (Falguères y Ajaja, 1995). Sin embargo, a partir de las asociaciones de mamíferos identificadas, Radulescu y Crégut-Bonnoure (1995) y Defleur y Crégut-Bonnoure (1995) sitúan estas capas al final del Pleistoceno Medio, en el Riss.

Grotte du Lazaret: el material identificado como *Microtus brecciensis* procede del conjunto estratigráfico CIII, salvo un individuo procedente del conjunto estratigráfico subyacente CII (Hanquet *et al.*, 2010; Desclaux, 2013). Las medidas de este material proceden de Abbassi (1999). De acuerdo con las dataciones por ESR obtenidas por Michel *et al.* (2009), los niveles superiores de la unidad C (CIII) se sitúan al comienzo del MIS5 (“the sequence C is contemporaneous with the Oxygen Isotopic Stage 6 for the Upper levels CII and with the beginning of the OIS 5 for the top of the sedimentary

filling i.e. the upper levels of unit CIII”). Sin embargo, Hanquet *et al.* (2010) y Desclaux (2013) sitúan el conjunto estratigráfico CIII dentro del MIS6 a partir de la presencia de determinadas asociaciones de mamíferos, así como del estadio evolutivo de algunas especies.

Abri Moula-Guercy: el material identificado como *M. brecciensis* procede de las capas XIV a XIX (Desclaux y Defleur, 1997; Defleur *et al.*, 2001). La capa XIV cuenta con dos dataciones por ESR, de 97 ± 7 ka y de 70 ± 4 ka (Willmes *et al.*, 2016), y la capa XV cuenta con otras tres por el mismo método, de 119 ± 13 ka, 119 ± 13 ka y 97 ± 10 ka. Estas dataciones permiten situar estas dos capas en el MIS5. A partir de criterios biocronológicos, la capa XVI se incluye también en el MIS5, mientras que las capas infrayacentes hasta la XIX son incluidas en el MIS6 (Defleur, 2015).

Payre: el material identificado como *M. brecciensis* procede de las capas D, F y G (Desclaux *et al.*, 2008; Foury *et al.*, 2016). Las dataciones por TL y ESR sitúan los niveles D y E en el MIS6 o comienzos del MIS5, mientras que los niveles F y G se incluyen en los MIS7 y/o MIS8 (Valladas *et al.*, 2008a y b). Estas dataciones son congruentes con el significado biocronológico de las asociaciones de grandes mamíferos del yacimiento (Patou-Mathis *et al.*, 2008). Sin embargo, el significado biocronológico de las asociaciones de micromamíferos de las capas F y G sugiere que estas capas se depositaron en el tránsito Pleistoceno Medio-Superior (MIS6/5), mientras que la capa D se depositó según esta vía de interpretación al final del MIS5 (Foury *et al.*, 2016). La discrepancia entre la edad inferida de las dataciones y de la biocronología de grandes mamíferos por un lado, y la de los micromamíferos por otro es achacada a posibles problemas tafonómicos (migración de restos de microvertebrados en sedimentos muy clásticos) pendientes de analizar (Foury *et al.*, 2016).

L'Hortus: el material identificado como *M. dentatus* o *brecciensis*? y como *Microtus* cf. *dentatus* procede de las capas 9, 20, 23a y 27 (Chaline, 1972a y b). El yacimiento carece de dataciones numéricas. De acuerdo con las asociaciones de mamíferos identificadas, se le atribuye una edad dentro del Würm II (Chaline, 1972a), aproximadamente coincidente con el MIS3 de acuerdo con Vernet (1997).

Baume Néron (Soyons): el material fue identificado como *M. brecciensis* por Jeannet (2000a), y las medidas se encuentran en la misma publicación. El yacimiento pertenece al Würm medio sin más precisiones.

Baume de Fontbrégoua: el material identificado como *M. cabreræ* procede de niveles mesolíticos, que cuentan con una datación de 4350-3740 BP (Paunescu y Brunet-Lecomte, 2005).

Baume Bonne y Le Vallonet: el material identificado como *M. cabreræ* en ambos yacimientos corresponde a elementos reelaborados subactuales (Paunescu y Brunet-Lecomte, 2005).

Referencias

Abbassi, M. (1999). Les rongeurs du sud-est de la France et de Ligurie: implications systematiques, biostratigraphiques et paleoenvironnementales. Thèse au Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Blackwell, B. A. B., Skinner, A. R., Blickstein, J. I. B., Golovanova, L. V., Doronichev, V. B. y Séronie-Vivien, M. R. (2009). ESR dating at hominid and archaeological sites during the Pleistocene. En: Camps, M., Chauhan, P. (eds.), Sourcebook of Paleolithic Transitions. Springer Science+Business Media, 93-119.

Bonifay, E. (1981). Les plus anciens habitats sous grotte découverts à Lunel-Viel (Hérault). *Archeologia* 150: 30–42.

Brugal, J.-P. (1981). Balaruc VII (Sète, Hérault). Un nouveau remplissage de fissure de la fin du Pléistocène moyen. *Quaternaria*, 23: 99-141.

Brugal, J.-P. y Boudadi-Maligne, M. (2011). Quaternary small to large canids in Europe: Taxonomic status and biochronological contribution. *Quaternary International*, 243: 171-182.

Chaline, J. (1967). *Microtus mediterraneus* n. sp., nouvel Arvicolidé (Rodentia) du Pléistocène moyen de France. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, sér. D, 265: 900-903.

Chaline, J. (1972a). Les rongeurs du Pléistocène Moyen et Supérieur de France. Cahiers de Paléontologie, 1-410.

Chaline, J. (1972b). Les rongeurs du Würmien II de la grotte de l'Hortus (Valflaunès, Hérault). En : de Lumley, H. (ed.), La grotte moustérienne de l'Hortus, Études Quaternaires, Université de Provence, 1: 233-240.

Croitor, R., Bonifay, M.-F. y Brugal, J.-P. (2008). Systematic revision of the endemic deer *Haploidoceros* n. gen. *mediterraneus* (Bonifay, 1967) (Mammalia, Cervidae) from the Middle Pleistocene of Southern France. Paläontologische Zeitschrift, 82 (3): 25-346.

Defleur, A. (2015). Les industries lithiques moustériennes de la Baume Moula-Guercy (Soyons, Ardèche). Fouilles 1993-1999. L'Anthropologie, 119: 170-253.

Defleur, A. y Crégut-Bonnoure, E. (1995). Le gisement paléolithique moyen de la grotte des Cèdres (Le Plan-d'Aups, Var). Documents d'Archéologie Française, 49: 1-175.

Defleur, A., Crégut-Bonnoure, É., Desclaux, E. y Thinon, M. (2001). Présentation paléo-environnementale du remplissage de la Baume Moula-Guercy à Soyons (Ardèche): implications paléoclimatiques et chronologiques. L'Anthropologie, 105 (3): 369-408.

Desclaux, E. (1992). Les petits vertébrés de la Caune de l'Arago à Tautavel. Bulletin du Musée Anthropologie Préhistorique de Monaco, 35: 33-64.

Desclaux, E. (2013). Évolution des communautés de mammifères dans les Alpes-Maritimes au cours du Pléistocène. Bulletin du Musée Anthropologie Préhistorique de Monaco, suppl. 4: 49-59.

Desclaux, E., El Hazzazi, N., Villette, P. y Dubar, M. (2008). Le contexte environnemental des occupations humaines. L'apport de la microfaune, des restes aviaires et de la malacofaune. En: Moncel, M.-H. (dir.), Le site de Payre: occupations humaines dans la vallée du Rhône à la fin du Pléistocène moyen et au début du Pléistocène supérieur, Paris, Mémoires de la Société préhistorique française, 46: 91-105.

Desclaux, E. y Defleur, A. (1997). Étude préliminaire des micromammifères de La Baume Moula-Guercy à Soyons (Ardèche, France). Systématique, biostratigraphie et paléoécologie. Quaternaire, 8 (2-3): 213-223.

Falguères, C. y Ajaja, O. (1995). Analyse d'ossements par la méthode U-Th. En: Defleur, A. y Crégut-Bonnoure, E. (dirs.), Le gisement paléolithique moyen de la grotte des Cèdres (Var). Documents d'archéologie française, 49: 158.

Falguères, C., Shao, Q., Han, F., Bahain, J. J., Richard, M., Perrenoud, C., Moigne, A. M. y de Lumley, H. (2015). New ESR and U-series dating at Caune de l'Arago, France: A key-site for European Middle Pleistocene. Quaternary Geochronology, 30 (B): 547-553.

Fosse, P. (1996). La Grotte n° 1 de Lunel-Viel (Hérault, France): répaire d'Hyènes du Pléistocène Moyen. Étude taphonomique du matériel osseux. Paleo, 8: 47-81.

Foury, Y., Desclaux, E., Daujeard, C., Defleur, A., Moncel, M.-H. y Raynal, J.-P. (2016). Évolution des faunes de rongeurs en moyenne vallée du Rhône (rive droite, Ardèche, France) au cours du Pléistocène Moyen final et du Pléistocène Supérieur ancien, du MIS6 au MIS4. Quaternaire, 27 (1): 55-79.

Hanquet, C. (2011). Évolution des paléoenvironnements et des paléoclimats au Pléistocène moyen, en Europe méridionale, d'après les faunes de micromammifères. Thèse Université Montpellier III-Paul Valéry.

Hanquet, C., Valensi, P., Bailon, S., Desclaux, E., El Guennouni, K., Roger, T. y de Lumley, H. (2010). Caractérisation du climat et de la biodiversité au Pléistocène moyen

final, d'après les faunes de vertébrés de la Grotte du Lazaret (Nice, France). Quaternaire, 21 (3): 215-226.

Jeannet, M. (1976). Lunel-Viel. Nouvelles archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon, 14, suppl. : 45-46.

Jeannet, M. (1981). Les rongeurs du gisement acheuléen d'Orgnac 3 (Ardèche). Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon, 50 (2): 49-71.

Jeannet, M. (2000a). Gruta da Figueira Brava. Les rongeurs. Memórias da Academia das Ciências de Lisboa, Classe de Ciências, 38:179-243.

Jeannet, M. (2000b). Biométrie et écologie de *Microtus brecciensis* (Mammalia, Rodentia). Revue de Paléobiologie, 19 (2): 339-357.

López-García, J. M., Luzi, E., Furió, M., Susanna, I., Llenas, M. y Madurell-Malapeira, J. (2016). Biochronological data for the middle Pleistocene site of Grotte de la Carrière (Lachambre karstic complex, Corneilla-de-Conflent, eastern Pyrenees, southern France) inferred from the small-mammal assemblage. Quaternaire, 27 (2): 133-138.

Madurell-Malapeira, J., Llenas, M., Susanna, I., Nebot, M. y Hernández-Ruiz, T. (2015). Els jaciments paleontològics del complex càrstic de Lachambre (Rià i Cornellà de Conflent, Pirineus Orientals). 1st International Convention of Speleology (Barcelona, Spain, 2015), Book of Abstracts. Federació Catalana d'Espeleologia, Barcelona, 49-52.

Marquet, J.-C. y Séronie-Vivien, M.-R. (2016). Les rongeurs du sondage Séronie-Vivien de la Grotte d'âge Pléistocène Moyen de Pradayrol à Caniac-du-Causse (Lot). Quaternaire, 27 (2): 111-131.

Michel, V., Shen, G., Valensi, P. y de Lumley, H. (2009). ESR dating of dental enamel from Middle Palaeolithic levels at Lazaret Cave, France. Quaternary Geochronology, 4: 233-240.

Michel, V., Shen, G., Shen, C.-C., Wu, C.-C., Vérati, C., Gallet, S., Moncel, M.-H., Combier, J., Khatib, S. y Manetti, M. (2013). Application of U/Th and $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating to Orgnac 3, a Late Acheulean and Early Middle Palaeolithic site in Ardèche, France. *Plos One*, 8 (12): e82394.

Moncel, M.-H., Fernandes, P., Chacón, M. G., de Lombera Hermida, A., Menéndez Granda, L., Youcef, S., Moigne, A.-M., Patou-Mathis, M., Daujeard, C., Rivals, F., Theodoropoulou, A., Valladas, H., Mercier, N., Bahain, J.-J., Voinchet, P., Falguères, C., Michel, M., Guanjun, S., Yokoyama, Y. y Combier, J. (2014). Émergence et diversification des stratégies au Paléolithique moyen ancien (350000 à 120000 ans) dans la vallée du Rhône (France). Les sites d'Orgnac 3 et Payre. Transitions, ruptures et continuité en Préhistoire. En : Jaubert, J., Fourment, N. y Depaepe, P. (dir.), *Actes du XXVIIe Congrès préhistorique de France, Société Préhistorique Française*, 59-80.

Patou-Mathis, M., Auguste, P., Bouteau, A., Crepin, L., Dascheck, E., Lacomat, F., Julien, M.-A., Liouville, M., Pautret-Homerville, C. y Pean, S., 2008. Contexte écologique et cadre chronologique des occupations paléolithiques de Payre d'après l'analyse des grands mammifères. En: Moncel, M.-H. (ed.), *Payre. Des occupations humaines de la moyenne vallée du Rhône de la fin du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur*. *Mémoire de la Société préhistorique française* 46: 43-51.

Paunescu, A. C. y Brunet-Lecomte, P. (2005). Analyse odontométrique du sous-genre *Microtus* (*Iberomys*) Chaline, 1972 (Rodentia, Arvicolinae) du sud de la France au Pléistocène moyen et supérieur. *Bulletin du Musée Anthropologie Préhistorique de Monaco*, 45: 31-39.

Paunescu, A.-C. (2001). Les rongeurs du Pléistocène Inférieur et Moyen de trois grottes du sud-est de la France (Vallonet, Caune de l'Arago, Baume Bonne). Implications systématiques, biostratigraphiques et paléoenvironnementales. Thèse pour obtenir le grade de Docteur du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Radulescu, C. y Crégut-Bonnouire, E. (1995). Les rongeurs. En: Defleur, A. y Crégut-Bonnouire, E. (dir.), *Le gisement paléolithique moyen de la grotte des Cédres (Var)*. *Documents d'Archéologie Française*, 49: 148-152.

Valladas, H., Mercier, N., Ayliffe, L. K., Falguères, C., Bahain, J.-J., Dolo, J.-M., Froget, L., Joron, J.-L., Masaoudi, H., Reyss, J.-L. y Moncel, M.-H. (2008a). Radiometric dates for the Middle Palaeolithic sequence of Payre (Ardèche, France). *Quaternary Geochronology*, 3: 377-389.

Valladas, H., Mercier, N., Froget, L., Joron, J.-L., Reyss, J.-L., Falguères, C., Bahain, J.-J., Masaoudi, H. y Ayliffe, L. (2008b). Le cadre chronologique et environnemental des occupations humaines. Les données radiométriques. En: Moncel, M.-H. (dir.), *Le site de Payre: occupations humaines dans la vallée du Rhône à la fin du Pléistocène moyen et au début du Pléistocène supérieur*, Paris, Mémoires de la Société préhistorique française, 46: 107-112.

Vernet, J.-L. (1997). *L'homme et la forêt méditerranéenne*. Éditions Errance.

Willmes, M., Grün, R., Douka, K., Michel, V., Amstrong, R. A., Benson, A., Crégut-Bonnoure, E., Desclaux, E., Fang, F., Kinsley, L., Saos, T. y Defleur, A. R. (2016). A comprehensive chronology of the Neanderthal site Moula-Guercy, Ardèche, France. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 9: 309-319.

ANEXO VI

ANEXO VI: Descripción del material de *Microtus oeconomus malei* Hinton, 1907 procedente de la Cueva del Camino (Pinilla del Valle).

En los yacimientos del Valle Alto del Lozoya, *M. oeconomus malei* ha sido identificado exclusivamente en la Cueva del Camino.

Para la descripción de los elementos morfológicos de los molares y la toma de medidas, se han seguido los esquemas presentados en Laplana *et al.* (2016) y Laplana *et al.* (2015) respectivamente.

Material y medidas

Se dispone de 12 primeros molares inferiores procedentes del nivel 5 de la Cueva del Camino, cuyas medidas se recogen en la tabla 1.

	n	min	med	max	DE
L	12	2,67	2,92	3,18	0,17
W	7	0,95	1,01	1,10	0,05
A/L	12	47,9	50,8	52,5	1,51
B/W	7	10,0	20,6	30,7	6,42
C/W	7	3,92	4,95	6,36	0,81
AS1	7	37,0	38,7	40,8	1,45
AS2	9	33,3	35,8	38,0	1,43
L/W	7	2,83	2,88	3,03	0,12

Tabla 1. Medidas de los primeros molares inferiores de *M. oeconomus malei* de la Cueva del Camino (todas las medidas en milímetros, salvo los índices, adimensionales).

Descripción

La superficie oclusal de los primeros molares inferiores (Fig. 1) presenta un lóbulo posterior y cuatro triángulos (T1 a T4) alternos y no comunicados entre sí. Entre estos triángulos, los labiales son ligeramente más cortos que los linguales, aunque a pesar de ello el molar presenta un aspecto simétrico respecto al eje anteroposterior. El triángulo T5 está comunicado al lóbulo anterior, aunque el grado de confluencia es variable. En el lóbulo anterior el triángulo T6 se encuentra presente en la mayor parte de los ejemplares (9 de 10), aunque su desarrollo es variable y siempre menor que el resto de los

triángulos. El triángulo T7 está más desarrollado que el T6 y en su parte anterior se encuentra definido por un LRA3 de profundidad variable, aunque más somera que los demás ángulos entrantes linguales. De los 10 primeros molares disponibles, 8 se ajustan al morfotipo “malei” de los definidos por Nadachowski (1991), uno es de tipo “malei-nivalis”, y el último es de tipo “oeconomus”.

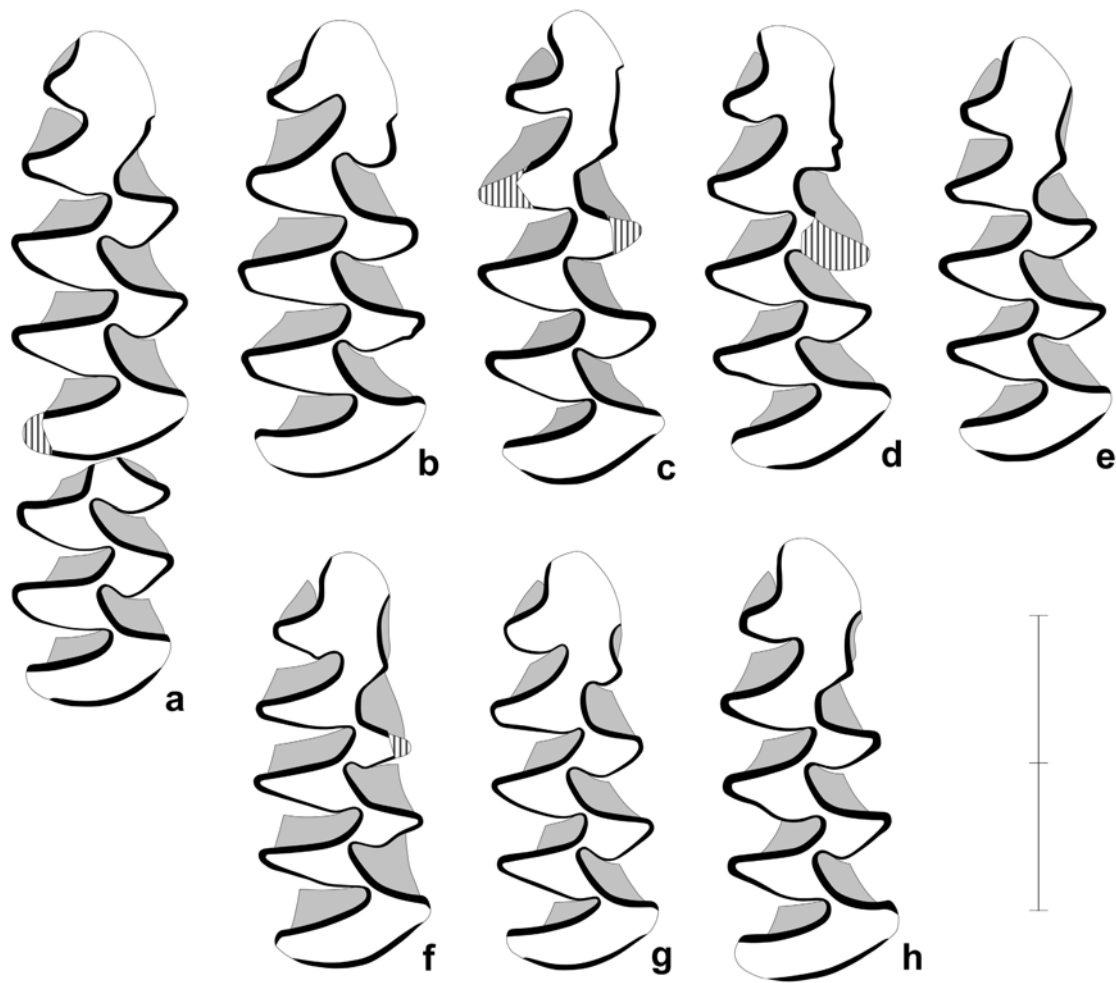


Figura 1. Morfología de la superficie oclusal de los primeros molares inferiores de *M. oeconomus malei* de la Cueva del Camino (a-h). Todos los molares están representados como si fueran derechos para facilitar las comparaciones. a) m1 y m2 derechos (PV'03 CAMINO A5 NIVEL5 Z=130-140); b) m1i (PV'89 CAMINO NIVEL5 Z=110-120); c) m1i (PV'02 CAMINO Y8 NIVEL5 Z=100-120); d) m1d (PV'03 CAMINO A5 NIVEL5 Z=140-150); e) m1d (PV'05 CAMINO Z9 NIVEL5 Z=90-100); f) m1i (PV'04 CAMINO X5 NIVEL5 Z=130-140); g) m1d (PV'06 CAMINO C4 NIVEL5 Z=180-190); h) m1i (PV'03 CAMINO A6 NIVEL5 Z=150-160). Escala gráfica: 2 mm.

Justificación de la identificación

El topillo de Male es un taxón extinto que, desde su descripción, ha sido controvertido en lo referente a sus relaciones con otras especies actuales de arvicolinos, como *M. oeconomus* o *C. nivalis*, debido a la presencia de morfotipos de ambas especies en el campo de variación morfológica de sus molares. Así, aunque cuando Hinton (1907) describe esta especie a partir de material procedente de Walton Bone Cave en Clevedon (conocida en la literatura como Clevedon Cave), la incluye inicialmente dentro del grupo de especies próximas a *C. nivalis*, más tarde el mismo autor (Hinton, 1910) la sitúa como probable antecesor tanto de *C. nivalis* como de *M. oeconomus*. Autores posteriores defienden su posición como precursor tanto de *C. nivalis* como de *M. oeconomus* (Chaline, 1972), su inclusión en *C. nivalis* (Sutcliffe y Kowalski, 1976; Fejfar y Horacek, 1983) o en *M. oeconomus* (Stuart, 1982). Más recientemente, Nadachowski (1990, 1991), tras revisar el material original de Clevedon Cave, llega a la conclusión de que *M. malei* es una forma próxima a *M. oeconomus*, aunque las diferencias entre los modelos dentarios de ambas especies serían suficientes para considerar *M. malei* como una cronoespecie independiente de *M. oeconomus* característica del Pleistoceno Superior temprano. Bates *et al.* (2000) precisan que los registros ingleses (Clevendon Cave y otros yacimientos en donde *M. malei* ha sido identificado) proceden del final del Pleistoceno Medio (MIS6-7) y no del inicio del Pleistoceno Superior. Finalmente, Nadachowski *et al.* (2009) considera este taxón, en este caso con rango subespecífico dentro de la especie *M. oeconomus*, como un importante marcador bioestratigráfico para el Pleistoceno Medio tardío en Europa. De acuerdo con Valde-Nowak y Nadachowski (2014), hay una tendencia general en las poblaciones de *M. oeconomus* desde el Eemiense hasta la actualidad a reducir la frecuencia de morfotipos “malei”, de manera que después del Último Máximo Glacial esta morfología es muy rara en el seno de las poblaciones de *M. oeconomus*. Siguiendo el criterio de Nadachowski *et al.* (2009) y Valde-Nowak y Nadachowski (2014), en este trabajo consideramos al topillo de Male como una subespecie cronológica de *M. oeconomus*.

De acuerdo con los datos de Nadachowski (1991), las diferencias entre los primeros molares inferiores de *M. oeconomus* típico y de *M. oeconomus malei* atañen, por un lado, a la frecuencia de los morfotipos presentes en ambas especies, con predominio de

los de tipo “oeconomus” (con T5 comunicado con el lóbulo anterior, sin T6 o con este triángulo apenas esbozado) en *M. oeconomus*, mientras que los morfotipos “nivalis” (con T5 separado del lóbulo anterior, T6 bien desarrollado y BRA4A y LRA5 incipientes) y “malei” (con T5 confluyente con el lóbulo anterior, y T6 presente, aunque con menor desarrollo que T7) serían los dominantes en *M. oeconomus malei*; y por otro, a los valores de determinados índices biométricos, como el que expresa el desarrollo relativo de la parte anterior de los molares, que toma valores medios más altos en *M. oeconomus malei* (A/L entre 50-52) que en *M. oeconomus* (circa 48; Tabla 1). Este último criterio no parece ser válido cuando se tiene en cuenta la variabilidad de este índice a lo largo de la extensa área de distribución geográfica actual de la especie *M. oeconomus*, el único topillo de distribución holártica, ya que algunas poblaciones ucranias alcanzan valores más altos próximos a los típicos de *M. malei* (Rekovets y Nadachowski, 1995; Tabla 2). Sin embargo, la frecuencia de morfotipos muestra una mayor constancia entre poblaciones del topillo nórdico de distinta procedencia geográfica, como señala Angermann (1984). Esta autora, tras el estudio de una serie de muestras actuales repartidas por toda el área de distribución de la especie, confirma que en todas ellas el morfotipo “oeconomus” es el dominante, con frecuencias netamente por encima del 70%. Solo en un caso de los estudiados los morfotipos de tipo “gud” (aproximadamente equivalentes a los morfotipos “malei” de Nadachowski) y “nivalis” son mayoría, aunque la muestra procede de la Isla de St. Lawrence en el Mar de Bering y, en este caso, los procesos de deriva morfológica por aislamiento geográfico han podido ocasionar esta modificación en la frecuencia de morfotipos.

En conclusión, la frecuencia de morfotipos de los primeros molares inferiores se revela como el criterio más adecuado para distinguir *M. oeconomus* típico de *M. oeconomus malei*.

De acuerdo con los datos discutidos más arriba, el espectro morfológico presente en el material de la Cueva del Camino, con un 80% de ejemplares de tipo “malei”, es más similar a la subespecie *M. oeconomus malei* que a *M. oeconomus* actual. Sin embargo, existen diferencias entre el material de la Cueva del Camino y el de los yacimientos ingleses estudiados por Nadachowski (1991) atribuidos a *M. oeconomus malei*, en los que la presencia del morfotipo “malei” oscila entre el 20-46%, con valores próximos a los del morfotipo “nivalis” (20-50%), prácticamente ausentes en la Cueva del Camino.

Estas diferencias parecen corresponder a otra de las características de esta subespecie ya indicadas por Nadachowski (1991), que es su gran variación morfológica entre distintas poblaciones. Cada muestra estudiada por dicho autor muestra su propio espectro y frecuencias de morfotipos, con predominio de los patrones “nivalis” o “malei” o “oeconomus” en cada caso.

	n	mín	L		DE	n	mín	A/L		DE
<i>M. oeconomus</i> ssp. act. Polonia ⁽³⁾	30	2,74	2,98	3,37	0,02	30	43,0	48,0	52,0	1,30
<i>M. oeconomus</i> ssp. act. Polonia ⁽¹⁾	49	2,72	2,95	3,29	0,12	49	43,5	47,9	51,7	1,80
<i>M. oeconomus</i> ssp. act. Polonia ⁽¹⁾	59	2,61	2,84	3,17	0,12	59	44,7	47,8	50,5	1,30
<i>M. oeconomus</i> Burgtonna 2 ⁽⁴⁾	4	2,27	2,47	2,74	0,18	4	46,3	47,6	49,2	1,25
<i>M. oeconomus</i> Las Caldas ⁽⁶⁾	13	2,66	2,84	3,07	0,12	13	46,1	48,4	51,2	1,60
<i>M. oeconomus</i> Antoliñako Koba ⁽⁵⁾	7	1,97	2,77	3,30	-	7	46,4	49,0	53,0	-
<i>M. oeconomus</i> Buena Pinta ⁽⁶⁾	5	2,62	2,82	2,92	0,12	5	44,3	46,3	48,1	1,52
<i>M. oeconomus</i> <i>major</i> ⁽²⁾	-	-	-	-	-	64	48,2	51,3	56,0	-
<i>M. oeconomus</i> <i>stimmingi</i> actual ⁽²⁾	30	2,40	2,73	2,90	-	27	48,0	51,0	57,1	-
<i>M. o. malei</i> L’Arago ⁽³⁾	60	2,35	2,69	2,99	0,15	60	-	46,2	-	2,30
<i>M. o. malei</i> Clevedon Cave ⁽¹⁾	58	2,75	3,07	3,39	0,15	58	48,8	52,1	56,7	1,60
<i>M. o. malei</i> Crayford ⁽¹⁾	29	2,73	2,89	3,26	0,13	29	46,4	49,9	52,4	1,60
<i>M. o. malei</i> Tornewton Cave ⁽¹⁾	52	2,63	2,87	3,26	52	52	48,4	50,9	54,6	1,60
<i>M. o. malei</i> Camino ⁽⁶⁾	11	2,67	2,94	3,18	0,16	11	47,9	50,7	52,5	1,57

Tabla 2. Medidas de la longitud (L) y el desarrollo relativo de la parte anterior del molar (A/L) de algunas poblaciones de *M. oeconomus* ssp. y *M. oeconomus* *malei* actuales y fósiles. Datos procedentes de: 1) Nadachowski (1991); 2) Rekovets y Nadachowski (1995); 3) Paunescu (1997); 4) Maul et al. (1998); 5) Zubeldia et al. (2007); 6) este trabajo. El material determinado como *M. malei* en el yacimiento de la Caune de L’Arago parece, de acuerdo con los datos sobre frecuencia de morfotipos y desarrollo relativo de la parte anterior del molar, más próximo a *M. oeconomus* típico que a *M. oeconomus* *malei*.

Por todos estos motivos, consideramos que el material de la Cueva del Camino debe ser identificado como *M. oeconomus* *malei*. Esta identificación modifica las propuestas anteriores para este material (*M. cf. M. malei* en Toni y Molero, 1990; *M. oeconomus* en Laplana y Sevilla, 2006; *M. aff. malei* en Arsuaga et al., 2012; *M. cf. malei* en Laplana et al., 2013) a la luz de los nuevos datos e interpretaciones de Nadachowski et al. (2009) y Valde-Nowak y Nadachowski (2014).

M. oeconomus *malei* cuenta con un registro escaso en la península ibérica, a diferencia del más amplio de *M. oeconomus*. El topillo de Male ha sido identificado únicamente en

el nivel IV de Lezetxiki (Chaline, 1970; Altuna, 1972), de cronología imprecisa dentro de la primera mitad del Pleistoceno Superior (Falguères *et al.*, 2005), en la Cova 120 (Agustí *et al.*, 1987), asociado en este caso a industrias del Paleolítico Medio (Musteriense), y en la Cueva del Camino (antes Pinilla del Valle), donde Toni y Molero (1990) señalan la presencia de *M. cf. M. malei*. En este yacimiento, las nuevas dataciones realizadas en los últimos años (Arsuaga *et al.*, 2012) indican que el nivel en el que se encuentran los restos del topillo de Male tiene una edad en torno a 90 ka. Otras citas se refieren a la identificación de *M. gr. M. oeconomus-malei* en los yacimientos de Erralla (Pemán, 1985), yacimiento de finales del Pleistoceno Superior e inicios del Holoceno, y en la Peña de Estebanvela (Sesé, 2007), también de finales del Pleistoceno Superior, aunque en este último caso la identificación ha sido modificada a *M. oeconomus* en Sesé (2013).

Referencias

- Agustí, B., Alcalde, G., Burjachs, F., Juan-Muns, N., Oller, J., Ros, M. T. y Rueda, J. M. (1987). El yacimiento del paleolítico medio de la Cueva 120 (La Garrotxa, Cataluña). Primeros resultados. Cuaternario y Geomorfología, 1: 1-13.
- Altuna (1972). Fauna de mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipúzcoa. Munibe, 24: 1-464.
- Angermann, R. (1984). Intraspezifische variabilität der molarenmuster bei nordischen wühlmaus (*Microtus oeconomus* [Pallas, 1776]). Zoologische Abhandlungen, 39 (9): 115-136.
- Arsuaga, J. L., Baquedano, E., Pérez-González, A., Sala, N., Quam, R. M., Rodríguez, L., García, R., García, N., Álvarez-Lao, D., Laplana, C., Huguet, R., Sevilla, P., Maldonado, E., Blain, H.-A., Ruiz-Zapata, M. B., Sala, P., Gil-García, M. J., Uzquiano, P., Pantoja, A. y Márquez, B. (2012). Understanding the ancient habitats of the last-interglacial (late MIS 5) Neanderthals of central Iberia: Palaeoenvironmental and taphonomic evidence from the Cueva del Camino (Spain) site. Quaternary International, 275: 55-75.

Bates, M. R., Bates, C. R., Gibbard, P. L., Macphail, R. I., Owen, F. J., Parfitt, S. A., Preece, R. C., Roberts, M. B., Robinson, J. E., Whittaker, J. E. y Wilkinson, K. N. (2000). Late Middle Pleistocene deposits at Norton Farm on the West Sussex coastal plain, southern England. *Journal of Quaternary Science*, 15 (1): 61-89.

Chaline, J. (1970). *Pliomys lenki*, forme relique dans la microfaune du Würm ancien de la Grotte de Lezetxiki (Guipúzcoa-Espagne). *Munibe*, 1-2: 43-49.

Chaline, J. (1972). Les rongeurs du Pléistocène Moyen et Supérieur de France. *Cahiers de Paléontologie*, 1-410.

Falguères, C., Yokoyama, Y. y Arrizabalaga, A. (2005). La Geocronología del yacimiento pleistocénico de Lezetxiki (Arrasate, País Vasco). Crítica de las dataciones existentes y algunas nuevas aportaciones. *Munibe (Antropología-Arkeología)*, 57: 6-19.

Fejfar, O. y Horáček, I. (1983). Zur Entwicklung der Kleinsäugerfaunen im Villányium und Alt-Biharium auf dem Gebiet der CSSR. *Schriftenr. geol. Wiss.*, 19/20: 111-207.

Hinton, M. A. C. (1907). Note on the occurrence of the Alpine Vole (*Microtus nivalis*) in the Clevedon Cave Deposit. *Proceedings of the Bristol Natural Society*, 4 (1): 190-191.

Hinton, M. A. C. (1910). A preliminary account of the British voles and lemmings; with some remarks on the Pleistocene climate and geography. *Proceedings of the Geologists' Association*, 21: 489-507.

Laplana, C. y Sevilla, P. (2006). Nuevos datos sobre los micromamíferos (Roedores, Insectívoros y Quirópteros) del yacimiento Camino (Pleistoceno Superior, Pinilla del Valle, Madrid). Fernández Martínez, E. (ed.): XXII Jornadas de Paleontología, Libro de resúmenes, 135-137.

Laplana, C., Blain, H.-A., Sevilla, P., Arsuaga, J. L., Baquedano, E. y Pérez-González, A. (2013). Un assemblage de petits vertébrés hautement diversifié de la fin du MIS5

dans un environnement montagnard au centre de l'Espagne (Cueva del Camino, Pinilla del Valle, Communauté Autonome de Madrid). *Quaternaire*, 24 (2): 207-216.

Laplana, C., Herráez, E., Yravedra Saínz de los Terreros, J., Báñez, S., Rubio-Jara, S., Panera, J., Rus, I. y Pérez-González, A. (2015). Biocronología de la Terraza Compleja de Butarque del río Manzanares en el Estanque de Tormentas al sur de Madrid (España). *Estudios geológicos*, 71 (1): e028.

Laplana, C., Sevilla, P., Blain, H.-A., Arriaza, M. C., Arsuaga, J. L., Pérez-González, A. y Baquedano, E. (2016). Cold-climate rodent indicators for the Late Pleistocene of Central Iberia: New data from the Buena Pinta Cave (Pinilla del Valle, Madrid Region, Spain). *Comptes Rendus Palevol*, 15: 696-706.

Maul, L., Masini, F., Abbazzi, L. y Turner, A. (1998). The use of different morphometric data for absolute age calibration of some South- and Middle European arvicolid populations. *Palaeontographia It.*, 85: 111-151.

Nadachowski, A. (1990). Comments of variation, evolution and phylogeny of *Chionomys* (Arvicolidae). En: Fejfar, O. y Heinrich, W.-D. (eds.), *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*. Rohanov 1987, 353-368.

Nadachowski, A. (1991). Systematics, geographic variation, and evolution of snow voles (*Chionomys*) based on dental characters. *Acta Theriologica*, 36 (1-2): 1-45.

Nadachowski, A., Zarski, M., Urbanowski, M., Wojtal, P., Miekina, B., Lipecki, G., Ochman, K., Krawczyk, M., Jakubowski, G. y Tomek, T. (2009). Late Pleistocene environment of the Czestochowa upland (Poland) reconstructed on the basis of faunistic evidence from archaeological cave sites. *Institute of Systematics and Evolution of Animals*, 1-112.

Paunescu, A. C. (1997). Les rongeurs de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées occidentales): paléontologie, biostratigraphie, paléoécologie. *Travaux de l'Institut de Spéléologie Emile Racovitza*, 36: 135-206.

Pemán, E. (1985). Aspectos climáticos y ecológicos de los micromamíferos del yacimiento de Erralla. *Munibe*, 37: 49-57.

Rekovets, L. y Nadachowski, A. (1995). Pleistocene Voles (Arvicolidae) of the Ukraine. *Paleontologia i evoliúció*, 28-29: 145-245.

Sesé, C. (2007). Micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera) de la Peña de Estebanvela (Segovia). En: Cacho Quesada, C., Ripoll López, S, y Muñoz Ibáñez, F. J. (coords.), *La Peña de Estebanvela (Estebanvela-Ayllón, Segovia). Grupos Magdalenenses en el Sur del Duero*. *Arqueología en Castilla y León*, 17: 145-166.

Sesé, C. (2013). Nuevos datos sobre los micromamíferos del yacimiento de La Peña de Estebanvela (Segovia). En: Cacho, C. (coord.), *Ocupaciones magdalenenses en el interior de la Península Ibérica. La Peña de Estebanvela (Ayllón, Segovia)*. Junta de Castilla y León – CSIC, 157-182.

Stuart, A. J. (1982). *Pleistocene vertebrates in the British Isles*. Longman, London and New York.

Sutcliffe, A. J. y Kowalski, K. (1976). Pleistocene Rodents of the British Isles. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, 27 (2): 1-147.

Toni, I. y Molero, G. (1990). Los roedores (Rodentia, Mammalia) del yacimiento cuaternario de Pinilla del Valle (Madrid). *Actas de Paleontología*, 359-373.

Valde-Nowak, P. y Nadachowski, A. (2014). Micoquian assemblage and environmental conditions for the Neanderthals in Obłazowa Cave, Western Carpathians, Poland. *Quaternary International* s 326–327: 146–156

Zubeldia, H., Murelaga, X., Bailon, S., Aguirre, M. y Saez de Lafuente, X. (2007). Microvertebrados de la secuencia superior de Antoliñako Koba (Pleistoceno Superior) (Gauteguiz-Arteaga, Bizkaia). *Kobie (Serie Paleoantropología)*, 27: 5-49.

ANEXO VII

ANEXO VII: Lista de referencias bibliográficas que incluyen citas de registros fósiles de *Microtus oeconomus* en la península ibérica utilizados en el análisis biogeográfico de la especie (apartado 9.4 de esta Tesis).

1 - Agustí, B., Alcalde, G., Burjachs, F., Juan-Muns, N., Oller, J., Ros, M. T. y Rueda, J. M. (1987). El yacimiento del paleolítico medio de la Cueva 120 (La Garrotxa, Cataluña). Primeros resultados. Cuaternario y Geomorfología, 1: 1-13.

2 - Alcalde Gurt, G. (1982). Presència interessant de *Pliomys lenki* i de *Microtus oeconomus* en el reompliment de la cova dels Ermitons (La Garrotxa, Girona). Acta Geològica Hispànica, 17: 281-282.

3 - Alcalde i Gurt, G. (1987). Els rosegadors del paleolític superior de la Cova de l'Arbreda (Serinyà, Catalunya). Significació paleoecològica y paleoclimàtica. Cypsela, 6: 89-96.

4 - Anónimo (2003). Análisis de los restos de micromamíferos de la secuencia paleolítica. En: Ruiz Cobo, J. y Smith, P. (dir.), La Cueva de Cofresnedo en el Valle de Matienzo. Actuaciones Arqueológicas 1996-2001. Gobierno de Cantabria, 121-124.

5 - Altuna, J. (1970). Fauna de Mamíferos del Yacimiento Prehistórico de Aitzbitarte IV (Rentería, Guipúzcoa). Munibe, año XXII, 1/2: 3-41.

6 - Altuna (1972). Fauna de mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipúzcoa. Munibe, 24: 1-464.

7 - Altuna, J. (1976). Los Mamíferos del yacimiento prehistórico de Tito Bustillo (Asturias). En: Moure Romanillo, J. A. y Cano Herrera, M. (eds.), Excavaciones en la cueva de Tito Bustillo (Asturias). Trabajos de 1975. Instituto de Estudios Asturianos, 149-154.

8 - Altuna, J. (1981). Restos óseos del yacimiento prehistórico del Rascaño. En: González Echegaray, J. y Barandiarán Maestu, I. (eds.), El Paleolítico superior de la

Cueva del Rascaño (Santander). Centro de Investigación y Museo de Altamira, monografías, 3: 223-269.

9 - Altuna, J. (1984). Primer hallazgo de Mamut (*Mammuthus primigenius* Blumenbach) en el País Vasco Meridional. Munibe, 36: 27-32.

10 - Altuna, J. (1986). The mammalian faunas from the prehistoric site of La Riera. En: Strauss, L. G. y Clark, G. A. (eds.), La Riera Cave, Stone Age hunter-gatherer adaptations in northern Spain. Arizona State University, Anthropological Research Papers, 36: 237-274.

11 - Arribas, A., Díez, J. C. y Jordá, F. J. (1995). El yacimiento cuaternario de la Cueva de los Torrejones (Tamajón, Guadalajara, Castilla-La Mancha): resultados preliminares. En: Balbín, R., Valiente, J. y Musat, M. T., (coords.), Arqueología en Guadalajara. Patrimonio Histórico - Arqueología Castilla-La Mancha, 12: 97-110.

12 - Arsuaga, J. L., Baquedano, E., Pérez-González, A., Sala, M. T. N., García, N., Álvarez-Lao, D., Laplana, C., Huguet, R., Sevilla, P., Maldonado, E., Blain, H.-A., Quam, R., Ruiz Zapata, M. B., Sala, P., Gil García, M. J., Uzquiano, P. y Pantoja, A. (2010). El yacimiento arqueopaleontológico del Pleistoceno Superior de la Cueva del Camino en el Calvero de la Higuera (Pinilla del Valle, Madrid). Zona Arqueológica, 13: 421-442.

13 - Bañuls-Cardona, S., López-García, J. M., Morales Hidalgo, J. I., Cuenca-Bescós, G. y Vergés, J. M. (2017). Lateglacial to Late Holocene palaeoclimatic and palaeoenvironmental reconstruction of El Mirador cave (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain) using the small-mammal assemblages. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 471: 71-81.

14 - Berganza, E., Arribas, J.L., Castaños, P., Elorza, M., González Urquijo, J., Ibáñez, J.J., Iriarte, M.J., Morales, A., Pemán, E., Rosales, T., Roselló, E., Ruiz Idarraga, R., Uriz, A., Uzquiano, P., Vázquez, V. y Zapata, L. (2012). La transición tardiglaciaria en la costa oriental de Bizkaia: el yacimiento de Santa Catalina. Resultados preliminares. En: Arias, P., Corchón, M. S., Menéndez, M. y Rodríguez Asensio, A. (eds.), Gestión del

Territorio y movilidad de los grupos de cazadores-recolectores durante el Tardiglacial.
1ª Mesa redonda sobre Paleolítico superior Cantábrico: San Román de Candamo,
Monografías del Instituto Internacional de Investigaciones Prehistóricas de Cantabria, 3:
171-182.

15 - Bohigas Roldán, R. y Muñoz Fernández, E. (2002). Excavaciones arqueológicas de urgencias en el Covacho de Arenillas (Islares, Castro Urdiales). 1992. En: Actuaciones arqueológicas de urgencia en Cantabria 1987-1999. Arqueología de gestión. Consejería de Cultura, Turismo y Deporte. Gobierno de Cantabria. Santander, 45-47.

16 - Castaños, P., Murelaga, X., Bailon, S., Castaños, J., Saez de Lafuente, X. y Suarez, O. (2009). Estudio de los vertebrados del yacimiento de Lezikako Koba (Kortezubi, Bizkaia). Kobie (Serie Paleoantropología), 28: 25-50.

17 - Castro Bernárdez, D. (1986). Estudio de la microfauna pleistocena superior, yacimientos de Altamira, el Juyo y Cueto de la Mina (Región Cantábrica). Memoria de Licenciatura, Universidade de Santiago, Facultade de Biología, Departamento de Biología Animal.

18 - Castro, D., Maneiro, J. C. y Rey, J. M. (1987a). Fauna de micromamíferos del Pleistoceno Superior de El Juyo (Cantabria). VIII Bienal de la Real Sociedad de Historia Natural. Resúmenes de las Comunicaciones, 133.

19 - Castro, D., Maneiro, J. C. y Rey, J. M. (1987b). Fauna de micromamíferos del Pleistoceno Superior del yacimiento de Cueto de la Mina (Asturias). VIII Bienal de la Real Sociedad de Historia Natural. Resúmenes de las Comunicaciones, 132.

20 - Chaline, J. (1961). Observations préliminaires sur les terrains quaternaires des environs d'Arredondo (province de Santander). Sous le plancher, 4-5: 50-57.

21 - Chaline, J. (1970). *Pliomys lenki*, forme relique dans la microfaune du Würm ancien de la Grotte de Lezetxiki (Guipúzcoa-Espagne). Munibe, 1-2: 43-49.

- 22 - Cuenca-Bescós, G., Straus, L. G., González Morales, M. R. y García Pimienta, J. C. (2008). Paleoclima y paisaje del final del Cuaternario en Cantabria: los pequeños mamíferos de la Cueva del Mirón (Ramales de la Victoria). *Revista Española de Paleontología*, 23 (1): 91-126.
- 23 - Cuenca-Bescós, G. y García Pimienta, J. C. (2012). Holocene Biostratigraphy and Climatic Change in Cantabria. En: Strauss, L. G. y González Morales, M. R. (eds.), *El Mirón Cave, Cantabrian Spain. The Site and Its Holocene Archaeological Record*. University of New Mexico Press, 205-242.
- 24 - Fernández Rodríguez, C., Villar Quinteiro, R., Varela, P., Rey, J. M. y Elorza, M. (1996). Primeros datos cronológicos y paleontológicos del yacimiento de Pala da Vella (Biobra - Ourense). En: P. Ramil Rego, P., Fernández Rodríguez, C. y Rodríguez Guitián, M. (coords.), *Biogeografía Pleistocena-Holocena de la Península Ibérica*. Xunta de Galicia, Santiago, 249-260.
- 25 - Fernández Rodríguez, C. y Villar Quinteiro, R. (2003). Prospección y excavación de cuevas de la cuenca del Sil (Rubiá, Ourense): la Pala da Vella. *Brigantium*, 14: 13-22.
- 26 - García Ibaibarriaga, N. (2012). El registro de micromamíferos del nivel basal de Lezetxiki II (Arrasate, País Vasco). *Estudios de Cuaternario*, 2: 71-84.
- 27 - Garcia-Ibaibarriaga, N., Murelaga Bereikua, X., Bailon, S., Rofes Chávez, J. y Ordiales Castrilo, A. (2013). Estudio de los microvertebrados de la Cueva de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia). *Kobie, serie Excavaciones Arqueológicas en Bizkaia*, 3: 81-110.
- 28 - García Ibaibarriaga, N., Murelaga, X., Rofes, J. y Castaños, P. (2014). Primeros datos sobre los micromamíferos (Roedores e Insectívoros) coetáneos al Solutrense en la Cueva de Kiputz IX (Mutriku, Guipúzcoa, España). *Espacio, Tiempo y Forma, Ser. I*, 5: 285-295.
- 29 - Garcia-Ibaibarriaga, N., Rofes, J., Bailon, S., Garate, D., Rios-Garaizar, J., Martínez-García, B. y Murelaga, X. (2015). A palaeoenvironmental estimate in

Askondo (Bizkaia, Spain) using small vertebrates. *Quaternary International*, 364: 244-254.

30 - Garcia-Ibaibarriaga, N., Bailon, S., Rofes, J., Ordiales, A., Suárez-Bilbao, A. y Murelaga, X. (2017). Estudio de los microvertebrados del yacimiento de Praileaitz I (Deba, Gipuzkoa). *Munibe Mongraphs. Anthropology and Archaeology Series*, 1: 267-285.

31 - Guillén Castejón, J. (2015). Canal Negre 7: fauna i flora rissianes de final del Pleistocè Mitjà en el Massís del Garraf (Catalunya). *Exploracions*, 21: 11-55.

32 - Laplana, C., Sevilla, P., Blain, H.-A., Arriaza, M. C., Arsuaga, J. L., Pérez-González, A. y Baquedano, E. (2016). Cold-climate rodent indicators for the Late Pleistocene of Central Iberia: New data from the Buena Pinta Cave (Pinilla del Valle, Madrid Region, Spain). *Comptes Rendus Palevol*, 15: 696-706.

33 - Laplana, C., Sevilla, P., López-Martínez, N. y Corchón, M. S. (en prensa). Micromamíferos (Soricomorpha, Erinaceomorpha, Chiroptera, Rodentia y Lagomorpha) del Solutrense y Magdaleniense (Pleistoceno Superior final) de la Cueva de Las Caldas (Oviedo, Asturias). En: Corchón, M. S. (ed.), *Monografía de La Cueva de las Caldas*, 183-209.

34 - López-García, J. M., Agustí, J. y Cuenca-Bescós, G. (2007). Catalogue of the Late Quaternary Iberian micromammals (Rodentia, Eulipotyphla, Chiroptera) from the Museu de Geologia de Barcelona, Spain. *Treballs Museo Geologia Barcelona*, 15: 5-23.

35 - López-García, J. M. (2008). Evolución de la diversidad taxonómica de los micromamíferos en la Península Ibérica y cambios Paleoambientales durante el Pleistoceno Superior. Tesis Doctoral, Universitat Rovira i Virgili.

36 - López-García, J. M., Cuenca-Bescós, G. y Rossell-Ardèvol, J. (2008a). Resultados del estudio de microvertebrados del Neolítico de la Cueva de El Mirador (Ibeas de Juarros, Sierra de Atapuerca, Burgos). En: Hernández Pérez, M. S., Soler Díaz, J. A. y

López Padilla, J. A. (eds.), *Actas del IV Congreso de Neolítico Peninsular*, Museo Arqueológico de Alicante, Alicante, 338-344.

37 - López-García, J. M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., Vaquero, M., Alonso, S. y Alonso, C. (2008b). Primeros datos sobre los microvertebrados (Amphibia, Squamata y Mammalia) del Pleistoceno Superior final-Holoceno de la Cueva de Valdavara-1 (Becerreá, Lugo). Libro de resúmenes, XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Colunga, 142-143.

38 - López-García, J. M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., Ruiz.Zapata, M. B., Dorado-Valiño, M., Gil-García, M. J., Valdeolmillos, A., Ortega, A. I., Carretero, J. M., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M. y Carbonell, E. (2010). Palaeoenvironmental and paleoclimatic reconstruction of the Latest Pleistocene of El Portalón Site, Sierra de Atapuerca, northwestern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 292: 453-464.

39 - López-García, J.-M., Cuenca-Bescós, G., Blain, H.-A., Álvarez-Lao, D., Uzquiano, P., Adán, G., Arbizu, M. y Arsuaga, J. L. (2011a). Palaeoenvironment and palaeoclimate of the Mousterian-Aurignacian transition in northern Iberia: The small vertebrate assemblage from Cueva del Conde (Santo Adriano, Asturias). *Journal of Human Evolution*, 61: 108-116.

40 - López-García, J. M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., Alonso, C., Alonso, S. y Vaquero, M. (2011b). Small vertebrates (Amphibia, Squamata, Mammalia) from the late Pleistocene-Holocene of the Valdavara-1 cave (Galicia, northwestern Spain). *Geobios*, 44: 253-269.

41 - López-García, J. M., Blain, H.-A., Bennàsar, M., Euba, I., Bañuls, S., Bischoff, J., López-Ortega, E., Saldí, P., Uzquiano, P. y Vallverdú, J. (2012). A multiproxy reconstruction of the palaeoenvironment and palaeoclimate of the Late Pleistocene in northeastern Iberia: Cova dels Xaragalls, Vimbodí-Poblet, Paratge Natural de Poblet, Catalonia. *Boreas*, 41: 235-249.

- 42 - López-García, J. M., Soler, N., Maroto, J., Soler, J., Alcalde, G., Galobart, A., Bennàsar, M. y Burjachs, F. (2015). Palaeoenvironmental and palaeoclimatic reconstruction of the Latest Pleistocene of L'Arbreda Cave (Serinyà, Girona, northeastern Iberia) inferred from the small-mammal (insectivore and rodent) assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 435: 244-253.
- 43 - Murelaga, X., Saez de Lafuente, X., Castaños, P., Ruiz Idarraga, E., d'Errico, F. y Zubeldia, H. (2007). Estudio de los micromamíferos del Pleistoceno superior de Ventalaperra (Karrantza, Bizkaia). *Geogaceta*, 42: 95-98.
- 44 - Murelaga, X., Castaños, P., Saez de Lafuente, X., Castaños, J., Ortega, L. A., Zuluaga, M. C., Alonso-Olazabal, A. y Moreno, A. (2008). Restos de mamíferos del Pleistoceno Superior del yacimiento de Kiputz IX (Mutriku, Gipuzkoa). Libro de resúmenes, XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Colunga, 162.
- 45 - Murelaga, X., Bailon, S., Saez de Lafuente, X., Castaños, P., López-Quintana, J. C., Guenaga-Lizasu, A., Ortega, L. A., Zuluaga, M. C. y Alonso-Olazabal, A. (2011). La fauna de microvertebrados de Santimamiñe (Pleistoceno Superior-Holoceno) (Kortezubi, Bizkaia). En: López Quintana, J. C. (ed.), *La cueva de Santimamiñe: revisión y actualización (2004-2006)*. Excavaciones arqueológicas en Bizkaia, Kobie, serie Excavaciones arqueológicas, 1: 197-206.
- 46 - Murelaga Bereikua, X., Bailón, S., Rofes Chávez, J. y García-Ibaibarriaga, N. (2012). Estudio arqueozoológico de los micromamíferos del yacimiento de Askondo (Mañaria, Bizkaia). *Kobie*, serie Excavaciones arqueológicas, 2: 65-70.
- 47 - Murelaga, X., Castilla, H., Ordiales, A. y Garcia-Ibaibarriaga, N. (2015). Estudio de los micromamíferos de Morgotako Koba (Kortezubi, Bizkaia): sondeo 1. *Kobie (BAI)*, 5: 135-144.
- 48 - Pemán, E. (1985). Aspectos climáticos y ecológicos de los micromamíferos del yacimiento de Erralla. *Munibe*, 37: 49-57.

- 49 - Pemán, E. (1989). Los micromamíferos de Urtao II (Oñati, Guipúzcoa). *Munibe*, 41: 77-78.
- 50 - Pemán, E. (1990). Los micromamíferos en el Pleistoceno Superior del País Vasco. *Munibe*, 42: 259-262.
- 51 - Pemán, E. (1994). Los micromamíferos de Laminak II (Berritua, Bizkaia). *Kobie (Serie Paleoantropología)*, 21: 225-233.
- 52 - Pemán, E. (2011). Los micromamíferos del yacimiento de Aitzbitarte III (Rentería, Gipuzkoa) (Zona de entrada). En: Altuna, J., Mariezkurrena, K. y J. Ríos, J. (eds.), *Ocupaciones Humanas en Aitzbitarte III (País Vasco). 33.600-18.400 BP (Zona de entrada a la cueva)*. Colección de Patrimonio Cultural Vasco, 5: 481-492.
- 53 - Pemán Monterde, E. (2014). Los micromamíferos del yacimiento de Santa Catalina (Lekeitio, Bizkaia). *Kobie (BAI)*, 4: 93-102.
- 54 - Peña, M. P. y Rey, J. M. (1993). *Microtus oeconomus* y *Pliomys lenki* en el Pleistoceno Superior de Galicia. 3ª Reunião do Quaternário Ibérico. Coimbra, 475-483.
- 55 - Pinto-Llona, A. C., Clark, G., Karkanias, P., Blackwell, B., Skinner, A. R., Andrews, P., Reed, K., Miller, A., Macías-Rosado, R. y Vakiparta, J. (2012). The Sopena Rockshelter, a new site in Asturias (Spain) bearing evidence on the Middle and Early Upper Palaeolithic in northern Iberia. *Munibe (Antropologia-Arkeologia)*, 63: 45-79.
- 56 - Pokines, J. T. (1998). The Paleoecology of Lower Magdalenian Cantabrian Spain. *BAR International Series*, 713: 1-189.
- 57 - Rey, J. M. (1982). Informe preliminar sobre la microfauna de mamíferos de Cova Rosa. En: Jordá Cerdá, F. y Gómez Fuentes, A. (eds.), *Cova Rosa A*. Departamento de Prehistoria y Arqueología de la Universidad de Salamanca, 77-82.

- 58 - Rey-Rodríguez, I., López-García, J. M., Bennàsar, M., Bañuls-Cardona, S., Blain, H.-A., Blanco-Lapaz, A., Rodríguez-Álvarez, X.-P., de Lombera-Hermida, A., Díaz-Rodríguez, M., Ameijienda-Iglesias, A., Agustí, J. y Fábregas-Valcarce, R. (2016). Last Neanderthals and first anatomically modern humans in the NW Iberian Peninsula: Climatic and environmental conditions inferred from the Cova Eirós small-vertebrate assemblage during MIS 3. *Quaternary Science Reviews*, 151: 185-197.
- 59 - Rofes, J., Murelaga, X., Martínez-García, B., Bailon, S., López-Quintana, J.C., Guenaga-Lizasu, A., Ortega, L.A., Zuluaga, M.C., Alonso-Olazabal, A., Castaños, J., y Castaños, P. (2014). The long paleoenvironmental sequence of Santimamiñe (Bizkaia, Spain): 20,000 years of small mammal record from the latest Late Pleistocene to the middle Holocene. *Quaternary International*, 339–340: 62-75.
- 60 - Rofes, J., García-Ibaibarriaga, N., Aguirre, M., Martínez-García, B., Ortega, L., Zuluaga, M. C., Bailon, S., Alonso-Olazabal, A., Castaños, J. y Murelaga, X. (2015). Combining Small-Vertebrate, Marine and Stable-Isotope Data to Reconstruct Past Environments. *Scientific Reports*, 5: 14219, doi: 10.1038/srep14219 (2015).
- 61 - Ruiz Bustos, A. (1978). Edad y estudio faunístico del yacimiento kárstico de Las Yedras (sierra de Alfaguara, Granada). *Estudios Geológicos*, 34:323-330.
- 62 - Sánchez, A. (1983). Estudio comparativo de las faunas pleistocénicas y actuales de micromamíferos (insectívoros y roedores) en Puenteviego (Santander). Tesis de licenciatura, Cátedra de Zoología de Vertebrados, Universidad Complutense de Madrid.
- 63 - Sesé, C. (2005). Aportación de los micromamíferos al conocimiento paleoambiental del Pleistoceno Superior en la Región Cantábrica: Nuevos datos y síntesis. Museo de Altamira, Monografías, 20: 167-200.
- 64 - Sesé, C. (2007). Micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera) de la Peña de Estebanvela (Segovia). En: Cacho Quesada, C., Ripoll López, S. y Muñoz Ibáñez, F. J. (coords.), La Peña de Estebanvela (Estebanvela-Ayllón, Segovia). Grupos Magdalenenses en el Sur del Duero. *Arqueología en Castilla y León*, 17: 145-166.

65 - Sesé, C. (2009). Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora y Lagomorpha) del yacimiento del Pleistoceno Superior de la Cueva de Cobrante. *Sautuola*, XV: 85-100.

66 - Sesé, C. (2013). Nuevos datos sobre los micromamíferos del yacimiento de La Peña de Estebanvela (Segovia). En: Cacho, C. (coord.), *Ocupaciones magdalenienses en el interior de la Península Ibérica. La Peña de Estebanvela (Ayllón, Segovia)*. Junta de Castilla y León – CSIC, 157-182.

67 - Sesé, C. (2016). Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora y Lagomorpha) del yacimiento del final del Pleistoceno superior de la cueva de Cualventi (Cantabria, norte de España). *Monografías del Museo Nacional y Centro de Investigación de Altamira*, 26: 219-241.

68 - Sesé, C. (2016). Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora y Lagomorpha) del yacimiento del final del Pleistoceno superior de la cueva de El Linar (Cantabria, norte de España). *Monografías del Museo Nacional y Centro de Investigación de Altamira*, 26: 242-263.

69 - Sesé, C. (2016). Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera) del yacimiento del final del Pleistoceno superior de la cueva de Las Aguas (Cantabria, norte de España). *Monografías del Museo Nacional y Centro de Investigación de Altamira*, 26: 264-286.

70 - Sevilla, P., Laplana, C., Blain, H.-A., Colino, F., Rodríguez, R. y Vega Toscano, G. (2009). Microvertebrados del nuevo yacimiento del Pleistoceno superior tardío del Abrigo del Monte (El Vellón, Madrid). En: Palmqvist, P. y Pérez-Claros, J. A. (coords.), *Comunicaciones de las XXV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*. Universidad de Málaga, 263-267.

71 - Toni, I. y Molero, G. (1990). Los roedores (Rodentia, Mammalia) del yacimiento cuaternario de Pinilla del Valle (Madrid). *Actas de Paleontología*, 359-373.

72 - Valdés, G. G. (1992). Anexo 4: Los micromamíferos (Rodentia; Insectivora y Chiroptera) del yacimiento cuaternario del abrigo de "La Peña" (Marañón, Navarra). *Trabajos de Arqueología Navarra*, 10: 157-164.

73 - Vallverdú, J., López, J. M., Blain, H.-A., Saladié, P., Uzquiano, P., Bischoff, J. y Vaquero, M. (2012). El pleistocè de la cova dels Xaragalls. En: Buqueras, X., Llagostera, J., Sancho, M. y Saura, P. (coords), *Actes de les terceres Jornades sobre el Bosc de Poblet i les Muntanyes de Prades. Les polítiques de conservació del territori i la gestió del medi*, 242-250.

74 - Zabala, J. (1984). Los micromamíferos del yacimiento prehistórico de Ekain (Guipúzcoa). En: Altuna, J. y Merino, J. M. (eds.), *El yacimiento prehistórico de la cueva de Ekain (Deba, Guipúzcoa)*. Ed. Eusko Ikaskuntza, B1: 317-330.

75 - Zubeldia, H., Murelaga, X., Bailon, S., Aguirre, M. y Saez de Lafuente, X. (2007). Microvertebrados de la secuencia superior de Antoliñako Koba (Pleistoceno Superior) (Gauteguiiz-Arteaga, Bizkaia). *Kobie (Serie Paleoantropología)*, 27: 5-49.

ANEXO VIII

ANEXO VIII: Lista de registros de *Microtus oeconomus* en la península ibérica, agrupados de acuerdo con los intervalos temporales considerados en este trabajo. Dentro de cada intervalo temporal, los registros están ordenados de oeste a este. Los números en la columna Referencias aluden a la numeración de las referencias bibliográficas del anexo VII.

Cuadro UTM	Intervalo temporal	Yacimiento	Localidad/Provincia	Nivel estratigráfico	Referencias	Identificación original
30TVN3	MIS1	El Mirón	Ramales de la Victoria, Cantabria	2 3 5 10, 1	(22); (23)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TWP2	MIS1	Antoliñako Koba	Gaiteguiz-Arteaga, Vizcaya	Lanc	(59)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TWN1	MIS1	Urtao II	Oñati, Guipúzcoa	Galería sur, Galería norte	(48)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TWN1	MIS1	Santimamiñe	Kortezubi, Vizcaya	varios niveles	(44); (58)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TWN1	MIS1	Askondo	Mañaria, Vizcaya	1 a 3	(45); (28)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TWN2	MIS1	Abrigo de la Peña	Marañón, Navarra	b	(71)	<i>Microtus cf. raticeps</i>
30TWN3	actual-reelaborado?	Erralla	Cestona, Guipúzcoa	I	(46)	<i>Microtus gr. raticeps-malei</i>
30TWN3	MIS1	Amalda	Cestona, Guipúzcoa	II, IIIA, IIIB	(49)	<i>Microtus oecanomus</i>
31TDG3	MIS1	Cova dels Ermitons	Sales de Llerca, Gerona	II	(2)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TTP4	MIS2	Las Caldas	San Juan de Priorio, Las Caldas, Oviedo, Asturias		(33)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TTP4	MIS2	La Paloma	Soto de las Regueras, Asturias	3	(53)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TUP2	MIS2	La Riera	Quintana, Posada de Llanes, Llanes, Asturias	7, 27	(10)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TUP2	MIS2	Coberzas	Posada la Vieja, Llanes, Asturias	Solutrense	(5)	<i>Microtus raticeps</i>
30TUP2	MIS2	Tito Bustillo	Ardines, Ribadesella, Asturias	1a, b, c	(7)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TUP2	MIS2	Cova Rosa	Sarnedo, Ribadesella, Asturias		(56)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TUP2	MIS2	Altamira	Santillana del Mar, Cantabria	2 3	(17)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TVP2	MIS2	El Juyo	Igollo de Camargo, Cantabria	2 a 10	(18); (55)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TVP3	MIS2	Cueva de Cualventi	Alfoz de Lloredo, Cantabria	D, E, F	(67)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TVP2	MIS2	Cueva de El Linar	Alfoz de Lloredo, Cantabria	SA3-4, SB3, SC2-3	(68)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TVP2	MIS2	Cueva de Las Aguas	Alfoz de Lloredo, Cantabria	varios niveles	(69)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TVN1	MIS2	Rascaño	Mirones, Miera, Cantabria	2, 4, 5	(8)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TVN3	MIS2	El Mirón	Ramales de la Victoria, Cantabria	106 107 12-16 y 108-115 116-124 126	(22)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TVN3	MIS2	Cueva de Cobranche	San Miguel de Aras (Voto), Cantabria	2 a 4	(64)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TVN3	MIS2	Cueva del Mirador	Atapuerca, Burgos	MIR49, MIR51, P1, P2, P3	(35); (37); (13)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TVL3	MIS2	Peña de Estebanvela	Estebanvela, Ayllón, Segovia	III, IV	(63); (65)	<i>Microtus oecanomus-malei</i>
30TVL4	MIS2	Abrigo del Monte	El Yellón, Madrid	3	(66)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TWP2	MIS2	Antoliñako Koba	Gaiteguiz-Arteaga, Vizcaya	A B varios niveles de Rofes et al. (2015)	(74); (59)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TWP2	MIS2	Santa Catalina	Lekelito, Vizcaya	I, II, III	(14); (52)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TWN1	MIS2	Lezetxiki	Mondragón, Guipúzcoa	la	(21); (5)	<i>Microtus raticeps/Microtus oecanomus</i>
30TWN1	MIS2	Laminak II	Beriatua, Vizcaya	I, IIa, IIb, III	(50)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TWN1	MIS2	Kiputz IX	Mutriku, Guipúzcoa	D, E, F	(43); (28)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TWN1	MIS2	Arlanpe	Lemoa, Vizcaya	I, II	(27)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TWN2	MIS2	Santimamiñe	Kortezubi, Vizcaya	varios niveles	(44); (58)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TWN2	MIS2	Askondo	Mañaria, Vizcaya	4 a 7	(45); (28)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TWN3	MIS2	Altzibiltarte IV	Landarbaso, Rentería, Guipúzcoa	Azillense, Magdalenense, Solutrense	(5)	<i>Microtus raticeps</i>
30TWN3	MIS2	Ekain	Cestona, Guipúzcoa	Via, Vlb, VIb, VIc, VIId, VIle, VIIf, VIIa	(73)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TWN3	MIS2	Erralla	Cestona, Guipúzcoa	II, III, IV, V, VI, VI'	(46)	<i>Microtus gr. raticeps-malei</i>
30TWN3	MIS2	Amalda	Cestona, Guipúzcoa	IVa, IVb, V	(49)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TWN3	MIS2	Ermitia	Cestona, Guipúzcoa	Solutrense	(6)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TWN3	MIS2	Altzibiltarte III	Deba, Guipúzcoa	-	(51)	<i>Microtus oecanomus</i>
30TWN3	MIS2	Pralleitiz	Deba, Guipúzcoa	S1, S2, S3, V6, V7	(30)	<i>Microtus oecanomus</i>
31TDG3	MIS2	Cova de l'Arbreda	Serinyà, Gerona	B, C	(3); (41)	<i>Microtus oecanomus</i>
29TPH1	MIS3	Cova da Valinha	Castroverde, Lugo	IV ("nivel arqueológico 1")	(53)	<i>Microtus oecanomus</i>

Cuadro UTM	Intervalo temporal	Yacimiento	Localidad/Provincia	Nivel estratigráfico	Referencias	Identificación original
29TPH2	MIS3	Cova Eirós	Triacastela, Lugo	3	(56)	<i>Microtus oeconomus</i>
30TTP4	MIS3	Cueva del Conde	Santo Adriano, Asturias	103	(38)	<i>Microtus oeconomus</i>
30TUP2	MIS3	Cuerto de la Mina	Bricia, Asturias	6 7	(17); (19)	<i>Microtus oeconomus</i>
30TVP2	MIS3	Covalejos	Velo, Piélagos, Cantabria	A, B, I, J, K	(62)	<i>Microtus oeconomus</i>
30TVP4	MIS3	Covacho de Arenillas	Islares, Castro-Urdiales, Cantabria	II	(15)	<i>Microtus oeconomus</i>
30TVN1	MIS3	El Castillo	Puente Viesgo, Cantabria	20	(61)	<i>Microtus oeconomus</i>
30TVN3	MIS3?	El Mirón	Ramales de la Victoria, Cantabria	128 129	(22)	<i>Microtus oeconomus</i>
30TVN3	MIS3	Cofresnedo	Matienzo, Ruesga, Cantabria	no precisado	(4)	<i>Microtus oeconomus</i>
30TVN3	MIS3	Cueva de Cibrante	San Miguel de Aras (Voto), Cantabria	5 a 7	(64)	<i>Microtus oeconomus</i>
30TVN3	MIS3	El Portalón	Atapuerca, Burgos	P7,P15	(39)	<i>Microtus oeconomus</i>
30TWP2	MIS3	Antoliñako Koba	Gaiteguiz-Arteaga, Vizcaya	D varios niveles de Rofes et al. (2015)	(74); (59)	<i>Microtus oeconomus</i>
30TWN1	MIS3	Lezetxiki	Mondragón, Guipúzcoa	IV	(21)	<i>Microtus malei</i>
30TWN2	MIS3	Arlanpe	Lemoa, Vizcaya	2	(27)	<i>Microtus oeconomus</i>
30TWN3	MIS3	Aitzbitarte IV	Landarbaso, Rentería, Guipúzcoa	Auriñaciense	(5)	<i>Microtus raticeps</i>
30TWN3	MIS3	Amalda	Cestona, Guipúzcoa	VI, X	(49)	<i>Microtus oeconomus</i>
30TWN3	MIS3	Askondo	Mañaria, Vizcaya	8 a 13	(45); (29)	<i>Microtus oeconomus</i>
31TDG3	MIS3	Cova de l'Arbreda	Serinyà, Gerona	E, G, H	(41)	<i>Microtus oeconomus</i>
30TVL2	MIS3	Cueva de la Buena Pinta	Pinilla del Valle, Madrid	2 a 5	(32)	<i>Microtus oeconomus</i>
30TVN1	MIS4	El Castillo	Puente Viesgo, Cantabria	21	(61)	<i>Microtus oeconomus</i>
31TDG3	MIS4-5?	Cova 120	Sales de Llierca, Gerona	-	(1)	<i>Microtus malei</i>
30TVL2	MIS5	Cueva del Camino	Pinilla del Valle, Madrid	sector norte	(70); (12)	<i>Microtus cf. malei</i>
30TWN2	MIS5	Arlanpe	Lemoa, Vizcaya	V-VI	(27)	<i>Microtus oeconomus</i>
30TVN3	MIS6?	Ventalaperra	Karrantza, Vizcaya	4 (o nivel III de excav. antiguas)	(42)	<i>Microtus oeconomus</i>
30TVN1	MIS6?	Lezetxiki II	Mondragón, Guipúzcoa	K	(26)	<i>Microtus oeconomus</i>
30TWN2	MIS6?	Arlanpe	Lemoa, Vizcaya	V, IV	(27)	<i>Microtus oeconomus</i>
Registros de cronología imprecisa						
30TVN3	?	Sima del Mortero	Arredondo, Cantabria		(20)	<i>Microtus raticeps</i>
29TPH4	?	Pala da Vella	Rubiá, Orense	3	(24); (25)	<i>Microtus oeconomus</i>
31TDG1	?	Olopte B	Isóvol, Gerona	no precisado	(34)	<i>Microtus oeconomus</i>
30TWN1	?	Lezikako Koba	Kortezubi, Vizcaya		(16)	<i>Microtus oeconomus</i>
30TVL4	MIS3-4-5?	Cueva de los Torrejones	Tamajón, Guadalupe		(11)	<i>Microtus malei burgondiae-Microtus nivalis</i>
30TUN1	MIS2-3(-4?)	Abrigo de Sopena	Onís, Asturias	no precisado	(54)	<i>Microtus oeconomus</i>
30TWN1	?	Morgolako Koba	Kortezubi, Vizcaya		(47)	<i>Microtus oeconomus</i>
30TWN3	?	Urtiagako Leizea	Deba, Guipúzcoa		(9)	<i>Microtus oeconomus</i>
Registros erróneos						
30SVG4	?	Cueva de las Yedras	Granada	-	(60)	<i>Microtus aff. raticeps</i>
31TDF1	MIS6-7	Canal Negre 7	Massis del Garraf, Barcelona	no precisado	(31)	<i>Microtus oeconomus</i>
31TCF2	MIS3	Cova dels Xaragalls	Vimbodí, Tarragona	4	(72); (40)	<i>Microtus oeconomus</i>
30TVM3	MIS1	Cueva del Mirador	Atapuerca, Burgos	MIR49	(35); (13)	<i>Microtus oeconomus</i>
29TPH4	MIS2	Cueva de Valdava	Becerra, Lugo	4	(36); (39)	<i>Microtus oeconomus</i>